

Neuroanatomische Untersuchungen
der visuellen Projektionen
bei Salamandern
(Ordnung Caudata)

Georg Rettig

Diss. Bremen

1984



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543123_0034

Diese Arbeit hat dem Promotionsausschuß Dr. rer. nat. der Universität Bremen als Dissertation unter dem Titel "Neuroanatomische Untersuchungen der visuellen Projektionen bei Salamandern (Ordnung Caudata)" vorgelegen. Auf dem Promotionsverfahren haben mitgewirkt: Prof. Dr. Dr. Gerhard Roth (Bremen) und Prof. Dr. Werner Himstedt (Darmstadt) als Gutachter, Prof. Dr. Hans Flohr (Bremen) und Dr. Bernd Fritzsche (Bielefeld) als Prüfer, Andrea Schmitt und Martin Jordan als Angehörige der Universität Bremen. Das Kolloquium hat am 7. Mai 1984 stattgefunden.

GLIEDERUNG

1.	<u>EINLEITUNG</u>	1
2.	<u>MATERIAL UND METHODE</u>	7
2.1.	<u>Tiermaterial</u>	7
2.1.1.	Tiere der Familie Plethodontidae	7
2.1.2.	Tiere der Familie Salamandridae	9
2.2.	<u>Methoden</u>	11
2.2.1.	Betäubung	11
2.2.2.	Operation	12
2.2.3.	Fixierung	14
2.2.4.	Horseradish peroxidase -Nachweismethoden	15
2.2.5.	Weiterverarbeitung	18
2.2.6.	Liste der verwendeten Chemikalien	19
2.2.7.	Ergebnisse der unterschiedlichen Fixierungen und der verschiedenen Nachweismethoden	20
2.2.7.1.	Unterschiede verschiedener Fixierungen	20
2.2.7.2.	Vergleich verschiedener Anfärbemethoden	21
2.2.8.	Diskussion der horseradish peroxidase-Methoden	23
3.	<u>ERGEBNISSE</u>	27
3.1.	<u>Retina Projektionen bei lungenlosen Salaman-</u> <u>dern (Fam. Plethodontidae)</u>	27
3.1.1.	Faserverlauf im Chiasma opticum	27
3.1.2.	Afferente und efferente Retinaverschaltungen des Nucleus Praeopticus und des Hypothalamus	28
3.1.3.	Kontralaterale Projektion im Di- und Mesence- phalon	29
3.1.3.1.	Projektionenzumrostralen Thalamus	29
3.1.3.2.	Projektionen zum posterioren Thalamus	30
3.1.3.3.	Projektionen zum Tectum opticum	31
3.1.3.4.	Projektionen im basalen optischen Trakt und im basalen optischen Neuropil	31

3.1.4.	Ipsilaterale Projektionen	32
3.1.4.1.	Projektionen zum rostralen Thalamus	32
3.1.4.2.	Projektionen zum posterioren Thalamus	34
3.1.4.3.	Projektionen zum Tectum opticum	35
3.2.	<u>Retinotope Projektionen bei Plethodontidae</u> ...	39
3.2.1.	Projektionen des nasalen Retinaquadranten	39
3.2.2.	Projektionen des ventralen Retinaquadranten ..	39
3.2.3.	Projektionen des dorsalen Retinaquadranten ...	40
3.2.4.	Kontralaterale Projektionen des temporalen Retinaquadranten	41
3.2.5.	Ipsilaterale Projektionen des temporalen Retinaquadranten	42
3.3.	<u>Normalentwicklung der Retina Projektionen bei Triturus alpestris</u>	43
3.3.1.	Embryonalentwicklung der kontralateralen Pro- jektionen	43
3.3.2.	Projektionsgebiete im Diencephalon	45
3.3.3.	Entwicklung der Projektionen zum Tectum opticum	46
3.3.4.	Projektionen im basalen optischen Trakt und im basalen optischen Neuropil	47
3.3.5.	Ipsilaterale Projektionen	48
3.3.6.	Retino- retinale Verschaltung	49
3.4.	<u>Afferente und efferente Verschaltungen des Tectum opticum bei S. salamandra und B. sub- palmata</u>	50
3.4.1.	Injektion	50
3.4.2.	Afferente Verschaltungen des Tectum Opticum ..	50
3.4.2.1.	Telencephalon	50
3.4.2.2.	Diencephalon	51
3.4.2.3.	Mesencephalon	52
3.4.2.4.	Medulla oblongata	54
3.4.3.	Efferente Verschaltungen	55
3.4.4.	Besonderheiten der Verschaltung bei B. subpal- mata	58

III

4.	<u>DISKUSSION</u>	60
4.1.	<u>Retina Projektionen bei Plethodontidae</u>	60
4.1.1.	Chiasma opticum und Fasertrakte	60
4.1.2.	Kontralaterale Projektionsgebiete im anterioren Thalamus	64
4.1.3.	Kontralaterale Projektionsgebiete im posterioren Thalamus	66
4.1.4.	Kontralaterale Projektionen zum Tectum opticum	67
4.1.5.	Projektionen zum basalen optischen Neuropil ..	68
4.1.6.	Ipsilaterale Projektionen	68
4.1.7.	Retinaefferenzen	73
4.2.	<u>Retinotope Projektionen</u>	74
4.2.1.	Eintritt und Verlauf der Fasern	74
4.2.2.	Kontralaterale Projektionsgebiete	76
4.2.3.	Ipsilaterale Projektionsgebiete	77
4.3.	<u>Entwicklung der retinofugalen Projektionen</u> ...	78
4.3.1.	Ausbildung der ersten Verschaltungen	78
4.3.2.	Entwicklung der Projektion im Tectum opticum	79
4.3.3.	Basaler optischer Trakt und basales optisches Neuropil	80
4.3.4.	Entwicklung der diencephalen Projektionsgebiete	80
4.3.5.	Entwicklung der ipsilateralen Projektionen ...	81
4.3.6.	Retino-retinale Verschaltung	82
4.3.7.	Versuch, die Ergebnisse mit der Eingangshypothese in Verbindung zu bringen	82
4.4.	<u>Verschaltungen des Tectum Opticum</u>	84
4.4.1.	Afferente Verschaltungen	84
4.4.1.1.	Telencephalon	84
4.4.1.2.	Diencephalon	85
4.4.1.3.	Mesencephalon	87
4.4.1.4.	Cerebellum	90
4.4.1.5.	Medulla oblongata	90

4.4.2.	Rostrale Fasertrakte und tecto -tectale Ver- schaltung	91
4.4.3.	Caudale Faserverbindungen	91
5.	<u>Zusammenfassung</u>	93
6.	<u>Literaturliste</u>	97
7.	<u>Anhang</u>	117

Die Freude am Denken ist wie gesagt
weitestgehend versaut
Bert Brecht

1. Einleitung

Die Wissenschaft der Biologie war bis in das neunzehnte Jahrhundert fast ausschließlich beobachtend und beschreibend. Erst in den letzten beiden Jahrhunderten wurde sie mehr und mehr zu einer experimentellen Biologie, wobei Beobachtung und Beschreibung auch heute Grundlage jedes Experimentes sein sollten. Die "traditionelle" Forschung und die "experimentelle" Forschung laufen bis heute nebeneinander her, was noch verstärkt wird durch einen hohen Anteil an "fachfremden" Forschern in der experimentellen Biologie. Eine Synthese der beiden Grundströmungen scheint auch in der Zukunft nicht möglich, höchstens durch Verdrängung und Eliminierung. Die experimentelle Strömung hat den Bonus des Neuen und der greifbareren Resultate, aber den problematischsten Ansatz, nämlich lebendige Systeme durch massive Eingriffe in deren Ablauf zu verstehen. Außerdem produziert die Vorgehensweise der experimentellen Biologie viele gefährliche, schwer einzuschätzende und kaum zu kontrollierende Ergebnisse, da sie nie das ganze System und somit auch nicht die daraus resultierenden Folgen erfaßt.

Die Entwicklung der Neurobiologie war mehr noch als die meisten anderen Zweige der Biologie von Techniken aus der Chemie und der Physik abhängig. Der in der Geschichte wohl wichtigste Schritt für die Entwicklung der Neuroanatomie war die Entdeckung des Italieners Camillo Golgi (1885). Bei der nach ihm benannten Golgi -Färbung werden nur wenige Nervenzellen angefärbt, diese jedoch häufig bis in alle Einzelheiten. Warum bei dieser Färbung allerdings nur 1-5% aller Nervenzellen angefärbt werden, ist bis heute noch nicht geklärt.

Bis in die Zeit nach dem zweiten Weltkrieg mußten sich die Neuroanatomen mit Golgi, Nissl und anderen Silberfärbungen zufrieden geben, die nur unter günstigen Bedingungen und bei äußerst kritischer Anwendung detaillierte Studien von Neuronen und Gehirnbahnen zuließen. Dies wurde in bis heute kaum übertroffener Genauigkeit von Santiago Ramon Y Cajal, J.C. Herrick, O. Larsell und anderen aufgezeigt.

Erst zu Beginn der fünfziger Jahre fand Walle I.H. Nauta in Holland eine selektive Färbemethode für einzelne Nervenzellen. In den letzten Jahren kam eine große Zahl an selektiven Anfärbemethoden hinzu. Aus dieser großen Zahl an Methoden wurde die von Kristensson et al. (1971) und La Vail und La Vail (1972) eingeführte Horseradish -peroxidase (HRP) -Methode ausgewählt. HRP wird retro- und anterograd von Neuronen transportiert und färbt Perikarien und Terminalien. Sie ist einfach zu handhaben und sehr sensitiv bei gleichzeitig guter Darstellung auch feiner Verzweigungen im Gefrierschnitt und im Totalpräparat. Die ursprüngliche histochemische Reaktion von Graham und Karnovsky (1966) wurde von einigen Forschern verändert und in ihrer Empfindlichkeit gesteigert (Malmgreen und Olsson 1978, Mesulam 1976, Mesulam 1978, Somogyi et al. 1979, Pilgrim 1981). Bei den hier beschriebenen Untersuchungen wurden einige HRP -Nachweise verwendet und durch Veränderungen in der Fixierung, des Inkubationsmediums und im Nachweis versucht, ihre spezifische Anwendung zu untersuchen und zu optimieren.

Mit diesen Methoden wurde das visuelle System von einigen

Urodelen mit drei verschiedenen Ansätzen untersucht. Der erste Ansatz ist phylogenetischer Art. Bei der Familie der Plethodontidae, die verwandtschaftlich sehr gut untersucht ist (Wake 1966), die größte Familie der Caudata darstellen und eine große Vielfalt der Entwicklung und Lebensweise zeigt, wurden die retinofugalen Projektionen untersucht. Es wird versucht, Unterschiede in den retinofugalen Projektionen mit phylogenetischen Beziehungen b.z.w. Unterschiede in der Lebensweise und im Verhalten der Tiere zu korrelieren.

Von besonderem Interesse sind die ipsilateralen Projektionen. Ipsilaterale Projektionen, die bis zum Anfang der fünfziger Jahre als eine Eigenschaft ausschließlich der Mammalia betrachtet wurden, sind inzwischen bei allen Klassen der Vertebraten beschrieben - Cyclostomata (Kosareva 1980), Selachii (Northcutt und Butler 1976), Teleostei (Springer 1977), Anura (Scalia et al. 1968), Caudata (Caldwell und Berman 1977), Reptilia (Northcutt und Butler 1974), Aves (Takatsaji et al. 1983). Die Menge an ipsilateralen Projektionen ist dabei nicht allein eine Frage des Evolutionsgrades, so besitzen Cyclostomata relativ mehr ipsilaterale Projektionen als Sauropsidae. Lázár (1971) vermutete einen Zusammenhang zwischen der Frontalität der Augen und den ipsilateralen Projektionen. Schon frühembryonal vorhandene ipsilaterale Projektionen bei Caudata (Rettig et al. 1981) sowie die bei der Geburt von Mammalia stärker als bei adulten Tieren ausgeprägten ipsilateralen Projektionen (Land und Lund 1979) stellen diese Vermutung etwas in Frage.

Die Ergebnisse dieser Arbeit werden in Zusammenhang mit den gut untersuchten retinofugalen Projektionen bei anderen Vertebraten gestellt - Cyclostomata (Kosareva 1980), Selachii (Northcutt 1979), Actinopterygii (Reperant et al. 1981), Teleostei (Ekström 1982), Dipnoi (Northcutt 1977), Caudata (Frittsch 1980), Anura (Levine 1980), Reptilia (Bass und Northcutt 1981a,b), Mammalia (Hubel et al. 1975). Von speziellem Interesse sind dabei die bei Mammalia bekannten Trakte i) zum dorsalen Geniculatum laterale, ii) zum Colli-

culus superior, iii) zum medialen terminalen Nucleus sowie iv) die accessorischen optischen Trakte. Es werden die Fragen gestellt: Gibt es innerhalb der verschiedenen Vertebratenklassen homologe Merkmale in der visuellen Projektion (Ebbesson 1972)? Inwieweit sind Veränderungen der visuellen Projektion ein Prozeß, der durch funktionelle Anforderungen gesteuert wird? Ein geringer Teil der Versuche wurde bereits publiziert (Rettig und Roth 1982).

Zur Präzisierung der retinofugalen Projektion wurde noch ihr retinotopischer Charakter untersucht. Retinotope Projektionen sind bei Anura (Lázár 1971, Scalia und Fite 1974) sowie bei Caudata (Skopal 1981, Fujisawa 1982a) gut untersucht. Die Untersuchung der retinofugalen Projektionen bei Plethodontidae erfolgte wegen der bei Plethodontiden im Vergleich zu anderen Amphibien auffallend starken ipsilateralen Projektionen. Die kontralateralen Projektionen und die gut zu erkennenden retinotopen Faserverläufe eröffnen interessante Spekulationen über die Pfadfindung von Axonen.

Der zweite ontogenetische Ansatz führt zu einer der fundamentalen Fragen der Neurobiologie: Wie finden Axone ihre Pfade und Zielgebiete und wie stellen sie dort eine geordnete Verbindung her. Vielfältige operative Eingriffe können die Art und die Spezifität der einwachsenden Axone während der Entwicklung und bei adulten Tieren verändern (Jacobson 1978, Horder und Martin 1978 als Zusammenfassung). Diese Regenerationsfähigkeit der Axone war und ist das Hauptmodell, das für die Formation von Nervenverbindungen seit Sperry (1944) benutzt wird. In den letzten Jahren wurde jedoch die Anschauung in Frage gestellt, daß dieselben Leitmechanismen, die das Einwachsen der Fasern während der Ontogenie steuern, auch während der Regeneration wirken (Rager 1980, Springer 1981). Zur Interpretation dieser Unterschiede erscheint es wichtig, die exakte Entwicklung der retinofugalen Projektionen zu kennen, bisher bekannt bei Molchen (Herrick 1941, mit der Golgi-Methode), Fröschen (Currie und Cowan 1975), Hühnchen (Rager 1980) und Hamster (Frost et al. 1979). Aus diesen Untersuchungen ergeben sich einige Fragen:

es bei der Ausbildung der Projektionen Fasern, die
onierfasern bei Arthropoden entsprechen (Bate 1979,
und Caudy 1983)? ii) Bedingt das Wachstum der Tectum
m Projektion die Annahme von "gliding synapses"
icky und Gaze 1972)? iii) Kann retinotopische Organi-
des Traktes zusammen mit "matching" -Zelltod alle für
ntwicklung notwendigen Bedingungen erfüllen (Rager
iv) Entwickeln sich die verschiedenen Projektions-
wie bei Mammalia zu unterschiedlichen Zeitpunkten
et al. 1979)? Besonders die Entwicklungssequenz für
gekreuzten Projektionen bei neotenen Salamandern
und Güldner 1980, Caldwell und Berman 1977) und bei
Salamandern (Fritzsche 1980) könnte zum Verständnis
entwicklungsschritte in der Ontogenie der visuellen
tionen beitragen.

l der Ergebnisse wurde bereits publiziert (Rettig et
1). Unterschiede der Aussagen dieser früheren Publi-
hinsichtlich der etwas früherer Ausbildung einiger
ionsgebiete sind in Verbesserungen der Technik und
etwas veränderten Aufzucht begründet, was die Stadien-
ung beeinflußt (Knight 1938). Die Aussagen verändern
ber dadurch nicht wesentlich, wobei man sich bei
einteilungen immer fragen muß: Was hat die Ausbildung
einen Zehe der linken Vorderextremität mit der Ent-
g der visuellen Projektion zu tun?

tte Ansatz - zentrale Weiterverschaltung - wurde am
opticum durchgeführt. Die Cytoarchitektur des Tectum
erscheint in trügerischer Art und Weise einfach. In
issl gefärbtem Material besteht es aus einem peri-
ulärem Grau und einer sich anschließenden von Peryka-
ast freien Zone. Die retino-tectalen Fasern termi-
bei Caudata in der oberen Hälfte der Perikarien
Zone (Fritzsche 1980, Rettig und Roth 1982).

Weiterverschaltungen sind bei vielen Vertebraten
er weniger gut untersucht - Myxine (Amemiya 1983),
i (Smeets 1982), Holostei (Northcutt 1982), Teleostei

1977), Reptilia (Welker et al. 1983), Mammalia (So und Jen 1982). Dabei lag das hauptsächliche Augenmerk der Autoren nicht auf der visuellen Weiterverschaltung, sondern auf der prinzipiellen Weiterverschaltung des Tectum opticum. Untersuchungen bei Caudata mit selektiven Anfärbungen beschränken sich auf Arbeiten von Gruberg und Solish (1978) und Gruberg und Harris (1981), die sich mit somatosensorischen Projektionen beschäftigen. Dazu kommt noch eine kürzlich erschienene Arbeit von Finkenstädt et al. (1983), über prinzipielle Tectum -opticum -Weiterverschaltung. Die hier vorliegende Arbeit läßt sich in Aussagen über visuelle und prinzipielle Tectum -opticum -Weiterverschaltungen trennen und beschreibt deren Topie.

Von den erwähnten anatomischen Arbeiten und elektrophysiologischen Arbeiten an Caudata (Himstedt und Roth 1980, Roth 1982) stellen sich einige Fragen: i) Sind die Tectum -opticum -Weiterverschaltungen bei Caudata mit denen anderer Vertebraten zu vergleichen? ii) Ist das Tectum opticum eine direkte Schaltstation zu motorischen Zentren, die z.B. in den Beutefang involviert sind? iii) Wie könnte eine visuelle Informationsverarbeitung in einem offensichtlich divergierenden System stattfinden? Von speziellem Interesse sind auch Ergebnisse bei Anura, die sich mit einem bisher bei Caudata nicht beschriebenen Nucleus isthmi befassen (Gruberg und Udin 1978, Dann und Beazley 1982, Grobstein und Comer 1983).

2. Material und Methode

2.1. Tiermaterial

2.1.1. Tiere der Fam. Plethodontidae

Für die vergleichenden Untersuchungen der retinofugalen Projektionen in der Familie Plethodontidae wurden 15 der rund 250 Species untersucht (Abb. 1). Aus jeder Unterfamilie und jedem Stamm war es mindestens eine Art. Bei einigen waren es bedeutend mehr, teils weil sie mir besonders interessant erschienen (Bolitoglossini), teils weil sie einfacher zu beschaffen waren (Plethodontini).

Aus der Unterfamilie der Desmognathinae* war es die Species *D. ochrophaeus* (Amerikanischer Bachsalamander) (8,2)**, ein semi-aquatischer Salamander mit aquatischen Larven, dessen Vorkommen auf Nordost-Nordamerika beschränkt ist. *D. ochrophaeus* ist ein flinker und aktiver Jäger aquatischer Beute. Er besitzt eine am vorderen Mundboden fest verwachsene Zunge sehr kurzer Reichweite. Sie wird kaum zum Beutefang benutzt.

Aus dem Stamm der Hemidactyliini wurde *Eurycea bislineata* (7,3) untersucht, eine weitverbreitete Art mit Vorkommen von Nord Florida bis zum St. Lawrence Strom und von der Ostküste der USA und Kanadas bis Ontario in Höhen bis zu 2000m. Die flinken, von der Gestalt und Bewegung an Eidechsen erinnernden Tiere, leben als aktive Jäger nahe dem Wasser mit Larven, die eine volle Metamorphose durchlaufen. Adulte Tiere wie auch aquatische Larven haben eine freie Zunge von kurzer bis mittlerer Reichweite entwickelt.

Aus dem Stamm der Plethodontini wurden von jedem Genus ein oder zwei Arten untersucht. *Ensatina eschscholtzii* (4,1), die einzige Art seines Genus, ist ein Waldbewohner von

* Die taxonomischen Einteilungen der Plethodontidae erfolgen nach D.B. Wake (1966).

** Die erste Zahl gibt die gesamte Anzahl der Versuchstiere, die zweite Zahl gibt die nicht exakt ausgewerteten Tiere.

Nordost -Nordamerika. Die relativ trägen Tiere fangen ihre Beute durch Herauskappen einer mit dem vorderen Rand des Unterkiefers fest verwachsenen Zunge beträchtlicher Reichweite. Vom Genus *Plethodon* waren es *P. vehiculum* (2,1), eine Art, die bis zur südlichen Pazifikküste im Nordwesten der USA und im Norden bis britisch Kolumbien vorkommt, und *P. cinerius* (5,2) eine weitverbreitete Art, die in Wäldern von West- Ontario, Nord- Carolina und Indiana lebt. Aus dem Genus *Aneides* wurde die Art *A. lugubris* gewählt (5,2), die in den Appalachen und an der Westküste von Nordamerika vorkommt. Die Genera *Aneides* und *Plethodon* fangen ihre Beute durch Herauskappen einer Zunge kurzer Reichweite. Alle *Plethodontini* sind strikt terrestrisch.

Der größte Stamm, die *Bolitoglossini* mit mehr als 165 Species sind sicher die evoluiertesten Salamander (Wake 1966), alle mit einer freien Schleuderzunge großer Reichweite, frontalen Augen und direkter Entwicklung ohne freilebende Larven.

Aus dem Genus *Hydromantis* wurden zwei europäische Vertreter untersucht: *H. italicus* (10,8), der in den französischen Seealpen und den nördlichen Apennin Italiens vorkommt, während der heißen Jahreszeit in Höhlen lebt und dort auch am besten zu sammeln ist, sowie *H. genei* (3,1), der nur auf Sardinien vorkommt, sonst in Aussehen und Lebensweise *H. italicus* ähnlich ist. Der Beutefang erfolgt durch Herausschleudern einer Schleuderzunge auf Entfernungen von 3-5cm mit hoher Treffsicherheit.

Aus dem Genus *Batrachoseps* wurde *B. attenuatus* (Kalifornischer Wurmsalamander) (20,6) untersucht. Es sind kleine Tiere, die unter Baumstämmen, Steinen und in Wurmlöchern vorkommen. *B. attenuatus* ist weit verbreitet und von Südwest-Oregon bis Süd -Kalifornien zu finden. Bei *Batrachoseps* ist im Gegensatz zu den übrigen *Bolitoglossini* der *Genioglossus* noch vorhanden. Dieser dehnbare Muskel, der die Zungenspitze mit dem Mundboden verbindet, reduziert die Geschwindigkeit und die Reichweite der herauszuschleudernden Zunge.

Aus dem sehr aufgespaltenen Stamm der tropischen Salamander, den Bolitoglossini, wurden 6 Species untersucht. Alle Bolitoglossini besitzen eine hochentwickelte Schleuderzunge. Aus dem Genus Bolitoglossa wurden zwei Species untersucht. *B. rostrata* (3,1), der in Höhen von 2700- 3200m in Guatemala zu finden ist, und *B. subpalmata* (11), der in niedrigeren Regionen bis 1500m in Costa Rica vorkommt, wurden untersucht.

Aus dem Genus *Pseudoeurycea* waren es *P. cephalica* (5,2) und *P. leprosa* (3,2). Dieser meist unspezialisierte Genus kommt im Raum von Nordost -Mexiko bis südlich von Guatemala in Höhen bis zu 3400m vor.

Aus dem Genus *Thorius*, deren Vertreter zu den kleinsten landlebenden Wirbeltieren gehören, konnte nur eine Art, *T. narvisovalis* (3,1), untersucht werden. Vertreter des Genus *Thorius* sind hoch evoluiert und einmalig unter den Plethodontidae in Bezug auf ihre Miniaturisierung. Sie kommen unter Laub, Moos, Steinen und Baumstämmen und während der Trockenzeit in den versteckten Gängen von Insekten und Würmern vor.

Aus dem Genus *Chiropterotriton* wurde *C. laevis* (1) untersucht. *C. laevis* ist relativ flink, besitzt mit arborealem Vorkommen in Bromeliaceen ein gutes Klettervermögen und wurde bei Veracruz (Mexico) gefangen.

Die Untersuchung der retinotopen Projektion wurde an 5 Species durchgeführt. Bei *B. attenuatus* (6,1) und *D. ochrophaeus* (6,1) wurden alle vier Retinaquadranten, bei *H. italicus* (2) der dorsale und nasale, bei *E. bislineata* (1) und *B. subpalmata* der temporale Retinaquadrant untersucht.

Zur afferenten und efferenten Verschaltung des TO wurden noch (8,2) *B. subpalmata* mit HRP -Injektionen untersucht.

2.1.2. Tiere der Familie Salamandridae

Die Familie der Salamandridae gehört wie die Familie der Plethodontidae zu den evoluierten Familien der Ordnung Caudata (Urodela) (Abb.2). Untersuchungen erfolgten an den Genera *Triturus* und *Salamandra*.

Bei *T. alpestris* wurde die Entwicklung der retinofugalen Projektion untersucht. *T. alpestris* lebt semi-aquatisch mit langer aquatischer Entwicklung. Alle Versuchstiere wurden von der Eiablage an großgezogen. Adulte Tiere wurden im Frühjahr gefangen und zum Ablaichen in Becken mit Wasserpest und anderen Wasserpflanzen bei 18- 23°C gehalten. Die von den Weibchen an Wasserpflanzen angehefteten Eier wurden mit der Pflanze separiert und ihre Entwicklung beobachtet. Die Stadieneinteilung erfolgte nach Glaesner (1925) zusammen mit den Beschreibungen von Glückson (1931).

Bis zur Metamorphose wurden die Larven in Becken in relativ großer Anzahl gehalten. Die große Individuendichte war gewollt; denn sie ermöglichte, neben den Versuchstieren, noch 600- 800 Tiere in einem kleinen Labor großzuziehen und auszusetzen. Die Fütterung begann im Gegensatz zu Glückson (1931) im Stadium 40 mit Artemien und ab Stadium 45 mit Tubifex. Um Verpilzungen zu vermeiden, sind bei geschlüpften Larven die Wasserpflanzen zu entfernen.

Die gesamte Entwicklungszeit bis zur Metamorphose betrug 90- 110 Tage. Eine geringe Anzahl von Eiern wurde bei einer Temperatur von 8- 12°C in einem Kühlraum herangezogen, um eine längere Entwicklungszeit zu erhalten. Die Stadien werden bei diesen Temperaturen schwächer ausmoduliert (Knight 1938), weshalb auf diese Tiere nur beschränkt zurückgegriffen wurde.

Die Untersuchungen basieren auf (114/40) Tieren eng gestaffelter Stadieneinteilung.

Bei der Species *S. salamandra* wurde die afferente und efferente Verschaltung des T0 mit HRP Injektionen untersucht. Die Auswahl des Versuchstieres erfolgte auf Grund des häufigen Vorkommens, einfacher Beschaffung, großer Körper- und Gehirngröße, und schwacher Pigmentierung ihres T0. Die Untersuchungen basieren auf (49/21) Tieren.

2.2. Methoden

2.2.1. Betäubung

Bei der Betäubung der Tiere ist günstig, daß alle Caudata zu einem hohen Anteil über die Haut atmen. Die Plethodontidae, die keine Lungen besitzen, atmen fast ausschließlich über die Haut, was eine hohe Durchblutung der Haut zur Aufnahme von O_2 erfordert. Aus diesen Gründen konnte das Betäubungsmittel Tricain Methansulfonat (früher MS 222) angewendet werden, das durch Diffusion eindringt und vor allem bei kiemenatmenden Wassertieren benutzt wird. Die verwendeten Konzentrationen variierten sehr stark. Bei den Embryonen betrug sie ungefähr 1: 10000, bei den Larven 1: 3000. Bei den Lungenlosen Salamandern wurden Konzentrationen von 1: 300 bis 1: 150 je nach Species verwendet. Bei *S. salamandra* mußte eine konzentrierte Lösung benutzt werden, da die Durchblutung der Haut sehr gering ist. *S. salamandra* durfte während der langen Verweildauer in der Betäubungsflüssigkeit nicht untertauchen, da er sonst ertrank. Aus diesem Grund wurden die Tiere in Meßzylindern entsprechend ihrem Körperdurchmesser betäubt. Die Verweildauer in der MS 222 Lösung betrug je nach Species 1 -15min. Dabei wurden die Zeiten bis zur Betäubung um so länger je höher die verwendete Konzentration bei den einzelnen Species war. Die Betäubung von *S. salamandra* zur Untersuchung der T0 -Weiterverschaltung befand sich meist im Grenzbereich der Betäubungsmethode, da schwere Eingriffe bis zu einer Stunde notwendig waren.

Betäubungsmittel wie Äther und Chloroform greifen die Schleimhäute stark an und führen zu starker Giftproduktion (Selbstvergiftung). Außerdem ist der Spielraum zwischen tiefer Betäubung und Exitus sehr kurz und schwer zu kontrollieren. Relaxantien wie Xylocain, Succinyl- Asta und Pancuronium wurden von mir, so weit es ein Versuch erlaubte, nicht verwendet, da keine Betäubung erfolgt, sondern die Tiere nur ruhig gestellt werden.

Vor der Perfusion wurden die Tiere erneut betäubt, allerdings mit höheren Konzentrationen von MS 222 und längerer

Verweildauer.

2.2.2. Operation

Die Plethodontidae wurden auf dreierlei Weise operiert.

Die erste Gruppe von Tieren wurde enucleiert und HRP wurde kristallin auf den Opticus- Stumpf aufgetragen. Bei der Operation sollten keine der in der Augenhöhle verlaufenden Adern verletzt werden, da dies zu schwer zu stillenden Blutungen führte. Bei langen Zeiten zwischen Durchtrennung des Nervus opticus und Auftragen der HRP war kein erfolgreicher Versuch zu erwarten. HRP wird von durchtrennten Axonen nur in den ersten 10 Minuten, am besten in der ersten Minute, aufgenommen (Kristensson und Olsson 1974).

Die einzelnen Species der Plethodontidae zeigen erhebliche Größenunterschiede. Außerdem war bei jeder verwendeten Species der Aderverlauf unterschiedlich. Bei kleinen Tieren wurde deshalb eine andere Operationsmethode verwendet. Mit einer fein ausgezogenen Glaselektrode 10µm wurde an zwei gegenüberliegenden Stellen in die Cornea eingestochen, anschließend wurde das Auge mit einem Gemisch von 30% HRP + 2% DMSO (West und Black 1979) + 5% P40 (Lipp und Schwegler 1980) in 0,8% NaCl gefüllt. Zwei Einstiche waren notwendig, um eine Füllung des Auges im Durchstromverfahren zu gewährleisten. Diese von der Operation her einfache Methode brachte bei kleineren Plethodontiden massive, vollständige Anfärbungen, versagte aber z.B. bei der Species Hydromantes. Bei retinotopen Anfärbungen wurde mit einer Glaselektrode von außen durch die Sklera in definierte Retinquadranten eingestochen (Abb. 3) und unter Druck eine 30% ige HRP in 0,8% NaCl injiziert. Beim Zurückziehen der Elektrode strömte ein Teil der HRP Lösung wieder aus. Die Stelle des Einstiches war damit ausreichend mit HRP umspült und eine gute Aufnahme gewährleistet. Da HRP, für die bisher kein stoffwechselphysiologisches Äquivalent gefunden werden konnte (Trojanowski und Gonates 1983), von intakten Zellen nur wenig aufgenommen wird, wurden vor allem die Fasern an der Injektionsstelle gefüllt .

Bei Larven von *T. alpestris* ab Stadium 42 (Beginn der Augenbewegungen) wurde wie vorher beschrieben enukleiert oder ein HRP- Detergenziengemisch injiziert. Bei Larven vor Stadium 42 und Embryonen war eine E nukleierung und anschließendes Auftragen von HRP nicht möglich. Zum einen sind die Tiere sehr klein, schwierig außerhalb des Wassers zu operieren, und das Auge ist mit dem übrigen Gewebe stark verwachsen. Außerdem ist der Nervus opticus zu diesen Stadien straff gespannt, was zu undefinierbaren Bruchstellen während der Operation führen kann (kein HRP Transport).

Embryonen wurde nur wenig HRP- Detergenziengemisch wie vorher beschrieben mit wenig Druck injiziert. Selbst kleine Mengen konnten noch das umliegende Gewebe des Auges zerstören. Bei großem Druck platzte das Auge und HRP konnte im Gewebe frei diffundieren, was teilweise zu unspezifischen Anfärbungen führte.

Bei den Untersuchungen der T0 Weitererschaltung wurde das Schädeldach von dorsal her geöffnet, die äußere Hirnhaut durchtrennt und der Gehirnliquor aufgesaugt. Bei *S. salamandra* wurde danach noch die Pia an einer kleinen Stelle entfernt, ein Schnitt in einen definierten Quadranten des retinofugalen Projektionsgebietes im T0 (Abb. 4) gesetzt und HRP kristallin, flüssig oder in Agarblöcken aufgebracht. Bei *B. subpalmata* wurde eine 30%ige HRP in 0,8% NaCl Lösung mit einer Glaselektrode vorsichtig injiziert. Die Injektionen waren nahe am Augenrand und auf die definierten Quadranten der retinofugalen Projektion begrenzt. Bei *S. salamandra* wurden noch Injektionen mit 1,5% wheat germ agglutinin gekoppelter HRP in das T0 durchgeführt (Itaya und van Hoesen 1982). Bei einigen Plethodontidae wurde auch mit wheat germ agglutinin -Injektionen in das Auge experimentiert.

Horseradish peroxidase, die man ihrem Namen entsprechend aus horseradish extrahiert, wird sowohl von Axonterminalien als auch von verletzten Axonen und Dendriten aufgenommen. Giorgi und Zahnd (1978) fanden, daß die Terminalien nur basische HRP aufnehmen und zu den Zellkörpern transportieren (retrograder Transport). Verletzte Axone und Dendriten hingegen

transportieren sowohl basische als auch saure HRP zu den Terminalien (anterograder Transport). Die Terminalien nehmen die HRP pinocytotisch auf und transportieren sie in Vesikeln oder im endoplasmatischen Reticulum. Dies bedingt spezifische Interaktionen, was das differenzierte Verhalten gegenüber basischer und saurer HRP erklärt. Ein spezifischer stoffwechselphysiologischer Transportmechanismus konnte bis heute jedoch noch nicht nachgewiesen werden (Trojanowski und Gonates 1983).

2.2.3. Fixierung

Alle adulten Tiere, und soweit möglich, auch Larven wurden druckperfundiert. Das Perikard wurde geöffnet, und eine Injektionsnadel oder feine Glaselektrode wurde in die Hauptkammer in Richtung Bulbus arteriosus eingestochen. Die linke Vorkammer wurde geöffnet und das Blut mit einer isotonischen NaCl Lösung ausgespült, bis keine Erythrozyten mehr austraten.

Anschließend wurden die Tiere perfusionsfixiert mit einer Lösung von 1% (w/v) Paraformaldehyd (PA wurde immer frisch angesetzt) + 2% (v/v) Glutaraldehyd + 2,5% (w/v) Saccharose + 0,1% (v/v) DMSO + einige Tropfen 0,1% Toluidinblau in 0,1m Phosphatpuffer pH 7,4 (0,5h). Glutaraldehyd ist ein bewährtes Fixans zur Fixierung von Peroxidasen ohne diese zu inaktivieren (Pearse 1972, Maligne und Olsson 1978). Es sollte aber möglichst frisch sein. Die Tiere wurden von der Perfusionsapparatur abgenommen, das Gehirn von ventral mit den Augen freipräpariert, herausoperiert und immersionsfixiert (0,5h).

Bei Larven und Embryonen, die auf Grund ihrer Größe nicht perfundiert werden konnten, wurden die Kiemen abgetrennt, die Bauchschißlagader geöffnet und in Amphibienringer nach Holtfreter (Romeis 1968) ein Ausbluten herbeigeführt.

Die Larven wurden immersionsfixiert (0,5h), in einer Lösung aus 0,7% (w/v) Paraformaldehyd + 1% (v/v) Glutaraldehyd + 2,5% (w/v) Saccharose + 0,1% (v/v) DMSO in 0,1m Phosphatpuffer pH 7,4. Während der Immersionsfixierung wurde das

Gehirn und die Augen freipräpariert und 0,5h weiterfixiert. Die Embryonen wurden wie die Larven fixiert und präpariert, jedoch wurde eine 0,5%ige Paraformaldehyd- und 0,1%ige Glutaraldehyd -Konzentration verwendet.

Die in diesem Abschnitt angegebenen Konzentrationen führten zu den besten Ergebnissen, wobei Puffer und Fixans stark variiert wurden, bis diese optimalen Werte empirisch ermittelt waren.

2.2.4. HRP- Nachweismethoden

Die in Axonen transportierte HRP wird mit Methoden nachgewiesen, bei denen ein Chromogen durch H_2O_2 oxidiert wird und sich als Farbstoff an Stellen enzymatischer Aktivität niederschlägt. Die Peroxidase wirkt dabei als Akzeptor. Als Standardnachweismethode wurde hier das Chromogen 3,3'-Diaminobenzidin (DAB) verwendet, was ein stabiles braunes Reaktionsprodukt ergibt. Ansonsten wurden noch andere Chromogene getestet und standardisiert verwendet.

DAB- Reaktion für Totalpräparate (whole mounts) (abgewandelt nach Fritzsche 1980)

Waschen: in 0,1m Cacodylsäure Natrium- Salz pH 5,45 1 h
oder, wenn praktischer, über Nacht

Reaktion: z.T. Vorinkubation in 0,1m Cacodylatpuffer pH 5,45
+ 0,2%(w/v) DAB 1Std
z.T. Vorinkubation in 0,1m Cacodylatpuffer pH 5,45
+ 0,05%(w/v) über Nacht

Die Reaktion erfolgte mit oder ohne Vorinkubation
in 0,1m Cacodylatpuffer pH 5,45

+ 0,2%(w/v) DAB
+ 0,01%(v/v) H_2O_2 0,5 h
+ 0,01%(v/v) H_2O_2 0,5h

Nach der Reaktion wurden die Gehirne in 70% Alkohol überführt.

Alle Gefäße waren in Chromschwefelsäure gereinigt.

DAB Reaktion für Gefrierschnitte

Auswaschen: in 0,1m Cacodylatpuffer pH 5,45

+ 15%(w/v) Saccharose

bis das Gehirn absank oder über Nacht

Auffrieren: auf dem Gefriertisch mit Jung Einbettmedium für Gefrierschnitte

Schneiden: bei -15°C auf einem Leitz Kryomaten oder Leitz Kryostaten. Die Schnitte wurden direkt auf den mit Chromalaun -Gelatine beschichteten Objektträgern aufgeklebt.

Waschen: Die Objektträger mit den Schnitten wurden 0,5 h in 0,1m Cacodylatpuffer pH 5,45 gewaschen, um das Einbettungsmedium auszuwaschen.

Reaktion: in 0,1m Cacodylatpuffer pH 5,45

+ 0,2%(w/v) DAB

+ 0,01%(v/v) H_2O_2 für 20 min.

Anschließend erfolgte eine leichte Gegenfärbung der Zellkerne mit Gallocyanin- Chromalaun.

o- Toluidin- Reaktion für whole mounts (abgewandelt nach Somogyi et al. 1979)

Waschen: in 0,1m Cacodylatpuffer pH 5,45 über Nacht bei 4°C ,
in 0,2m Zitronensäure- Acetat- Puffer pH 5 bei 23°C
für 0,5 h.

Reaktion: Ansatz für 100 ml

25 mg o- Toluidin in 25ml 0,2m Citronensäure lösen

+ 25ml 0,2m Ammoniumacetat

+ mit Ammoniak auf pH 5 einstellen

+ 250mg Nitroprussid

+ 50ml H_2O dest.

+ 0,005% (v/v) H_2O_2

Die Reaktion erfolgte bei 23°C im Dunkeln für 0,5- 1 h je nach Größe des Gehirnes. Dauerndes Schütteln während der Reaktion ist unerlässlich für qualitativ gute Anfärbungen.

Das Zwischenprodukt ist blau und instabil.

Stabilisieren: in 0,2m Zitronensäure- Ammoniumacetat- Puffer
pH 5

+ 2,5% Nitroprussid bei 4°C für 1 h.

Photographieren in Zitronensäure- Ammoniumacet- Puffer ist möglich, erfolgte aber wegen der Lichtempfindlichkeit des immer noch blauen Zwischenproduktes nur in wichtigen Ausnahmen.

Waschen in 0,1m Phosphatpuffer pH 7,4 über Nacht bei 4°C. Das Endprodukt ist braun und stabil.

o- Toluidin für Gefrierschnitte

Die meisten Schritte entsprechen den Angaben bei whole mounts und den gefriertechnischen Angaben bei der DAB-Reaktion. Es werden nur veränderte Schritte aufgeführt.

Zwischenwaschen: Auf Objektträger aufgeklebte Schnitte in
0,1m Zitronensäure -Ammoniumacetat -Puffer
pH 5 für 0,5 h.

Reaktion: Die Reaktionszeit betrug 20 min.

Hanker -Yates Abwandlungen für whole mount nach Pilgrim (1981)

Auswaschen: in 0,05m Tris- Puffer pH 7,4 für eine Stunde
oder über Nacht

Reaktion: z.T. Vorinkubation in 0,05m Tris- Puffer pH 7,4
+ 0,01% (w/v) o- Catechol
+ 0,005% (w/v) p- Phenylen Diamin über Nacht bei 4°C.
Anschließend oder direkte Reaktion in
0,05m Tris- Puffer pH 7,4
+ 0,1% (w/v) o- Catechol
+ 0,05% (w/v) p- Phenylen Diamin
+ 0,05% (w/w) H_2O_2 für 2 h bei 4°C.

Das Endprodukt ist blaubraun und stabil.

Abwandlung

Zu den Chromogenen o- Catechol und p- Phenylen Diamin konnte ohne Probleme das verwandte o- Phenylen Diamin in der Konzentration des o- Catechol zugegeben werden.

Das Endprodukt ist violett- blau.

Gefrierschnitte: Bei Gefrierschnitten mit diesen Methoden mußte nur die Reaktionszeit auf 0,5h reduziert werden.

Nachweis mit Δ Naphtol

Waschen: in 0,05m Tris- Puffer pH 7,4 für 1 h oder über Nacht

Reaktion: in 0,05m Tris Puffer pH 7,4
+ 0,1%(w/v) Naphtol
+ 0,1%(w/v) H_2O_2 für 2 h.

Das Endprodukt sind verschiedene bräunliche Töne je nach Intensität der Anfärbung

Kombination von verschiedenen Methoden

Waschen: in 0,05m Tris- Puffer pH 7,4 über Nacht

Reaktion: in 0,05m Tris- Puffer pH 7,4
+ 0,2%(w/v) DAB
+ 0,1% (w/v) o- Catechol
+ 0,05% (w/v) p- Phenylen Diamin
+ 0,1% (w/v) o- Phenylen Diamin
+ 0,1%(w/v) Naphtol
+ 0,05%(v/v) H_2O_2 für 1 h.

Das Endprodukt ist eine violett- bräunliche Anfärbung

2.2.5. Weiterverarbeitung

Die whole mounts wurden in 70% Alkohol photographiert oder vor dem Photographieren erst aufgehellt.

Aufhellungsmethoden: 1. Zedernholzöl - Die Gehirne wurden entwässert und über 96% Alkohol in Zedernholzöl überführt.

2. Wintergrünöl (Methyl- salicylat)- Entwässerung und Aufbewahrung wie bei Zedernholzöl

3. Naphtalin ist eine in Tetralin gelöste 25% ige Lösung nach Romeis (1968). Die Entwässerung erfolgte über

Iso- propanol.

Zedernholzöl führt zu kontrastschwachen Bildern, ist am wenigsten transparent, bietet aber auf Grund seiner zähen Konsistenz Vorteile. Wintergrünöl ist transparenter, dünnflüssiger und stark, aber nicht unangenehm riechend. Naphtalin ist hochtransparent, riecht unangenehm (Mottenpulver) und entfärbt das Reaktionsprodukt bei längerer Aufbewahrung. Alle Aufhellungsflüssigkeiten härten mit der Zeit die Gehirne. Die Gehirne können von einer Aufhellungsflüssigkeit in die andere ohne Zwischenschritte überführt werden.

Die whole mounts wurden anschließend in Epon eingebettet, wobei als letzter Entwässerungsschritt Propylenoxid verwendet wurde.

Epon Gemisch: 4,4g Epon
4,1g DDSA
1,5g MNA
4Tr DMP 30

Die Eponblöcke wurden nach der Einbettung bei 60°C gehärtet.

Andere verwendete Einbettungsmethoden wie Paraffin, Histosec und Agar waren nicht so gut wie die Einbettungen mit Epon und werden deshalb hier nicht näher beschrieben.

Die Gehirne wurden zwischen 10- 40µm dick geschnitten, je nach Bedarf. Schnitte bis 15µm wurden bei 70°C aufgeklebt und z.T. bei 60°C in H₂O dest + 0,1%(w/v) Toluidin Blau + 1%(v/v) Borax gegengefärbt. Anschließend wurde mit Eukitt eingebettet. Schnitte über 20µm wurden mit Epon bei 50°C eingebettet und bei 60°C gehärtet.

Die Schnitte wurden mit Interferenz- Blaulichtfilter auf einem Leitz Photomikroskop photographiert. Bei ungefärbten Epon- Schnitten wurden z. T. mit Pol- Filter die Kerne etwas kontrastreicher dargestellt. Die Aufnahmen erfolgten dann mit einem umgebauten Leitz Standart Mikroskop.

2.2.6. Liste der verwendeten Chemikalien

Cacodylsäure Na Salz

15540 Serva

Cacodylsäure Na Salz	5169	Roth
Catechol -o- Methyltransferase	16372	Serva
3,3' -Diaminobenzidin 4HCL	D-5637	Sigma
3,3' -Diaminobenzidin	18865	Serva
DDSA	20755	Serva
DMP -30	36975	Serva
DMSO	D-5879	Sigma
Einbettmedium für Gefrierschnitte	08926	Jung
Epon	21045	Serva
Gallocyanin	1A204	Chroma Ges.
Glutaraldehyd 25%	23115	Serva
Glutaraldehyd 25%	3778	Roth
Histosec	11609	Merk
Horseradishperoxidase Grad I	108090	Boehringer
Horseradishperoxidase Grad IV	31941	Serva
Methansulfonat (MS 222)	01001	Sandoz
MNA	29452	Serva
α -Naphtol	29975	Serva
Nonidet P 40	N-6507	Sigma
Osmium Tetroxid	18461	Ted Pella
Pancuronium	133752	Organon Teknika
o -Phenylen Diamin 2HCl	P-1526	Sigma
p -Phenylen Diamin 2HCl	P-1519	Sigma
Phtalsäure Dibuthylester	32805	Serva
Succinyl -Asta 2%	S794-2	Asta Werke
o -Toluidin	T-3501	Sigma
o -Toluidinblau	1273	Merk
3,3';3,5' Tetramethylbenzidin	35926	Serva
Triton X 100	T-6878	Sigma
Trizma	T-4003	Sigma
Xylocain 2%	S-794-2	Astra-Chemicals

2.2.7. Ergebnisse der unterschiedlichen Fixierungen und der verschiedenen HRP -Nachweismethoden

2.2.7.1. Unterschiede verschiedener Fixierungen

Bei allen Anfärbungen wurde mit den gleichen Substanzen

fixiert. Beimengungen von Paraformaldehyd führten zur besseren Darstellung der Fasern und der Erhaltung des Gewebes. Höhere Konzentrationen von Paraformaldehyd minderten die Sensitivität der Reaktion (Fixierung der Peroxidase). Bei Verwendung von Glutaraldehyd ohne Paraformaldehyd ist die Darstellung der Fasern meist perlschnurartig. Auch eine Erhöhung der Konzentrationen von Glutaraldehyd brachte dabei keine Verbesserung. Hohe Konzentrationen und lange Fixierung in Glutaraldehyd verminderten die Qualität der Anfärbung. Glutaraldehyd mußte vor der Reaktion mit den Chromogenen (vor allem bei DAB) gut ausgewaschen werden, da sonst verwaschene Anfärbungen auf schwachbraunem Hintergrund auftraten. Langes Auswaschen, jedoch nicht über einen Tag hinaus, mit mehrmaligem Wechsel brachte die besten Ergebnisse. Unbefriedigende Anfärbungen konnten auch bei Verwendung von altem Glutaraldehyd auftreten, wahrscheinlich, da Glutaraldehyd mit der Zeit polymerisiert. Ähnliches könnte auch für Paraformaldehyd zutreffen, weshalb dieses immer neu angesetzt wurde.

Der Ablauf und die Güte der Fixierung bestimmen auch sonst das Reaktionsendprodukt. Als Beispiel sei die Immersionsfixierung bei kleinen Embryonengehirnen von *Triturus alpestris* angeführt. Hier führten Konzentrationen von 2% Glutaraldehyd immer zu braunen oberflächlichen Anfärbungen des gesamten Gehirnes. Veränderungen beim Auswaschen oder beim Nachweis brachten keine Verbesserung. Erst eine Absenkung der Konzentration brachte die gewünschten Erfolge, allerdings mit dem Nachteil der schlechteren Erhaltung des Gewebes. Bei größeren Larven und adulten Tieren, die meist perfusionsfixiert wurden, traten solche Anfärbungen nie auf. Allerdings veränderte sich die Eindringtiefe des Chromogens nach der Güte der Fixierung. Dieses Phänomen war aber nicht zu quantifizieren.

2.2.7.2. Vergleich verschiedener Anfärbemethoden

Die als erste und meiste verwendete Methode ist eine Abwandlung der Malmgreen und Olsson Methode (1978). Ihre Vor-

teile liegen in einem stabilen Endprodukt und einer großen Unempfindlichkeit. Sie ist relativ unempfindlich gegen Konzentrationsschwankungen, Verdreckungen und bleibt auf Jahre stabil.

Die Darstellung der Axone und Dendriten, vor allem der feinen Verzweigungen, ist ähnlich klar wie bei Golgi - Anfärbungen. Neurone werden bei niedrigen HRP -Konzentrationen nur hellbraun angefärbt und sind schwer zu erkennen. Der Einsatz eines Interferenz- Blau- Filters ist eine starke Verbesserung in der Darstellung schwacher Anfärbungen. Im whole mount ist die Durchdringung bei guten Anfärbungen und großen Gehirnen nicht vollständig. Die beste Durchdringung war bei Tieren, die schon einige Stunden vor der gewünschten Überlebenszeit gestorben waren.

Das beste Inkubationsmedium ist ein Cacodylsäure- Natrium- salz- Puffer. Zitronensäure -Ammoniumacetatpuffer und Tris - Puffer fielen dagegen etwas ab. Die Ergebnisse mit Phosphat- puffer waren schlecht.

Die Nachweismethode mit dem Chromogen o-Toluidin ist unsicherer als die mit DAB. Das blaue Zwischenprodukt ist instabil und die Gehirne mußten während der Reaktion dauernd bewegt werden. Auf der anderen Seite ist das Reaktions- produkt im blauen Zustand sensitiver als das von DAB und zwar sowohl bei Gefrierschnitten wie in whole mounts. Bei der Stabilisierung des Zwischenproduktes verblaßte ein Teil der Anfärbungen. Im stabilen braunen Zustand ist die Anfärbung in Bezug auf Fasererhaltung, Eindringtiefe und Sensitivität mit der DAB Reaktion vergleichbar. Ein Vorteil liegt allerdings noch in der problemlosen Osmierung, bei der schwarze Anfärbungen auf unverändertem Hintergrund erreicht werden konnten.

Die verschiedenen Abwandlungen der Hanker- Yates Methoden sind bei der Darstellung der Fasern und Dendriten schlechter und insensitiver. Bei der Darstellung von Perikarien sind sie etwas empfindlicher. Die besten Ergebnisse erbrachten Reaktionen bei denen o -Catechol, p -Phenylen -Diamin und o -Phenylen -Diamin zusammen verwendet wurden. Auch diese

Reaktionen mit farblich interessanten blau -violetten Anfärbungen waren für meine Zwecke im whole mount nicht tief genug eingedrungen und zu verwaschen im Schnitt und whole mount.

Der Nachweis mit α Naphtol zeigt schöne grau- blaue Anfärbungen von Fasern und Neuronen. Der Vergleich zu anderen Reaktionen, bei denen aufeinanderfolgende Schnitte abwechselnd auf verschiedene Objektträger aufgeklebt wurden und verschiedenen Nachweisen unterzogen wurden, ist der Nachweis mit Naphtol viel insensitiver. Es wurden bedeutend weniger Fasern und Neurone angefärbt. Weitere Nachteile sind die Instabilität des Endproduktes, das mit der Zeit (wenige Tage) wieder verblaßt. Daneben kommt es zu artifizierlicher schwacher Anfärbung von dicken Fasern, die keine HRP transportiert haben konnten.

2.2.8.Diskussion der HRP Methoden

Der wichtigste Schritt bei der Darstellung neuronaler Verschaltungen mit HRP ist ihre Aufnahme. Dies verlangt eine saubere und zügige Operation. Bei durchtrennten Nerven nimmt die Aufnahme von HRP in den ersten Minuten rapide ab (Kristensson und Olsson 1974, Olsson und Malmgren 1980). Eventuelle Blutungen verhindern die Aufnahme, da sie erst gestillt werden müssen und den Nervenstumpf verkleben. Durchtrennte Axone transportieren HRP in orthograder und retrograder Richtung (Bunt und Haschke 1978, Giorgi und Zahnd 1978). Die Geschwindigkeit der HRP Ausbreitung verläuft mit dem langsamen axoplasmatischen Transport und ist etwa mit dem langsamen Transport von Proteinen vergleichbar (Kristensson et al. 1971). Außer von Axonterminalien wird HRP von intakten Nerven kaum aufgenommen (Giorgi und Zahnd 1978), da ein neuronaler Membranrezeptor für freie HRP bisher nicht gefunden werden konnte (Wan et al. 1982). Zur Aufnahme von HRP bei unverletzten Neuronen benutzt man deshalb Detergenzien wie DMSO (West und Black 1979), Nonidet P40 (Lipp und Schwegler 1980, Rogers 1982), Kainic acid (Schwarz und Coulter 1977), Poly -l -ornithin (Itaya et al.

1978, FitzGibbon et al. 1983). Diese Detergenzien bewirken bei kurzem Einwirken und niedrigen Konzentrationen eine Permeabilisierung der Zellmembran oder bei längerem Einwirken und hoher Konzentration eine Zerstörung der Zellen. Der Einsatz ist nicht unbedenklich, da ihre Wirkungsweise nicht ganz geklärt ist. Kainic acid z.B. ist selektiv (Ehrlich und Morgan 1980, Peterson und Moore 1980, Poli et al. 1981). Zum anderen könnten sie einen transzellulären Transport von HRP bewirken (Crapon de Caprona und Fritzsche 1983).

Eine andere Möglichkeit, um die Aufnahme von HRP durch intakte Nerven zu erreichen, ist die Kopplung von HRP an Lectine oder Cholera Toxin, für die neuronale Membranrezeptoren existieren (Trojanowski et al. 1982, Steindler 1982, Trojanowski und Gonatas 1983). Lectin-gekoppelte HRP bietet den zusätzlichen Vorteil oder auch die Gefahr von transsynaptischem Transport (Itaya und van Hoesen 1982, Coulter et al. 1980). Ungeklärt ist hier noch die Frage der Selektivität. Bei Urodelen scheint Lectin von bestimmten Nervenbahnen besser aufgenommen zu werden und besser retrograd transportiert zu werden (eigene Beobachtungen und Manteuffel persönliche Mitteilungen).

Ein Nachweis transsynaptischen Transportes freier HRP konnte bisher nicht geführt werden, ist aber nicht auszuschließen. Gefunden werden allerdings viele Degenerationsprodukte in Gliazellen (Wilzynski und Zakon 1982, Springer 1983). In Verbindung mit Detergenzien, die ebenfalls transportiert werden und die bei der Degeneration ebenfalls frei werden, scheint transzellulärer Transport wahrscheinlich. Wallersche Degeneration setzt bei Amphibien sehr schnell ein (Turner und Singer 1974). Die in meiner Arbeit benutzten Überlebenszeiten waren zwar kurz, doch treten vor allem bei Embryonen und Larven viele Degenerationsprodukte auf (Frost et al. 1979). Ergebnisse, die Anfärbungen von Gliazellen und Fasern sein könnten, müssen eindeutig abzugrenzen sein. Dies ist bei der Betrachtung von retina-efferenten Verschaltungen und bei senkrecht zum periventriculären Grau ziehenden

Fasern besonders wichtig.

Nach Bunt und Haschke (1978) gibt es Nervenbahnen, deren Axone HRP nicht transportieren, obwohl physiologische Methoden diese Bahnen zeigen. Bei Ergebnissen mit der HRP-Technik besteht die Möglichkeit, daß gefundene Ergebnisse richtig, aber nicht vollständig sind. Dieser Befund sollte bei der Interpretation von Ergebnissen mit der HRP-Methode immer beachtet werden: Positiven Aussagen kann man Glauben schenken, negativen Aussagen ist zu mißtrauen.

Das beste Inkubationsmedium ist abhängig vom verwendeten Chromogen. Bestimmte Puffer wie z.B. Phosphatpuffer sollten aber nicht verwendet werden, da Phosphatpuffer die Enzymaktivität hemmt (Bovaird et al. 1982).

Im Vergleich der verwendeten Methoden bleibt DAB die Methode der Wahl. Es ist die sicherste und sensitivste Methode zur Darstellung von Axonen und feinen dendritischen Verzweigungen (Olsson et al. 1983). Bei den anderen verwendeten Methoden ist o-Toluidin hervorzuheben, da es einfach osmiert werden kann, mit Golgi zu kombinieren ist (Somogyi et al. 1979, Freund et al. 1983), hohen Kontrast im Elektronenstrahl bietet, und in der Sensitivität in etwa DAB entspricht.

Zur Anfärbung von Neuronen sind Hanker-Yates Modifikationen sensitiver als DAB oder o-Toluidin, aber viel insensitive als TMB (Mesulam 1976, 1978) das routinemäßig bei uns im Labor verwendet wird. TMB sowie BDHC (Mesulam 1976) sind für die Darstellung von Neuronen sensitiver als DAB, neigen jedoch zur Instabilität und zur Kristallbildung, was die Darstellung feiner dendritischer Verzweigungen beeinträchtigt. Für die Darstellung feiner dendritischer Verzweigungen ist deshalb DAB, für die Darstellung von Neuronen TMB die Methode der Wahl (Deschene et al. 1979, Mesulam und Rosene 1979, Olsson et al. 1983). Bei speziellen Fragestellungen oder in Kombination mit anderen Methoden könnten sich andere Nachweise als besser erweisen, z.B. o-Toluidin in Verbindung mit Golgi.

Neben den retinalen Projektionen traten noch Fasern und

Zellfärbungen in anderen Gehirnteilen auf. Die bei manchen Operationen aufgetretenen Anfärbungen des Nervus oculomotorius, des Nervus abducens oder des Nervus trigeminus waren einfach von den optischen Projektionen zu unterscheiden. Vorsicht ist bei solchen Anfärbungen nur hinsichtlich des Nachweises neuer Bahnen oder Retinaefferenzen geboten.

Bei den T0 Injektionen wurde nicht der stärker angefärbte innere Bereich, sondern immer der größere, schwächer angefärbte Ring als Größe der Injektion angenommen. Dieser ist aber sicher immer noch kleiner als die maximale Größe des Bereichs frei diffundierter HRP (Trojanowski und Gonatas 1983). Nur bei klar auf das T0 beschränkten Injektionen, d.h. mit etwas Spielraum für den nicht kontrollierbaren Bereich frei diffundierender und vor der Reaktion wieder abgebauten HRP, können Aussagen über eine T0 Weiterverschaltung getroffen werden.

3. ERGEBNISSE

3.1. Retina Projektionen bei lungenlosen Salamandern (Fam. Plethodontidae)

3.1.1. Faserverlauf im Chiasma opticum

Die Fasern der Retinaganglienzellen ziehen in einer kreisförmigen Anordnung im Nervus opticus in das Gehirn ein. Im Chiasma wird die kreisförmige Anordnung in eine flach ausgebreitete umgewandelt und umgeordnet, wobei eine Aufspaltung in die verschiedenen Trakte auf der kontra- und ipsilateralen Seite erfolgt. Die Hauptmasse der Fasern kreuzt zur kontralateralen Seite, ein kleinerer Teil, dessen Ausmaß zwischen den einzelnen Species variiert, biegt um und bleibt ipsilateral. Ein Teil der dorsal eintretenden Fasern wird kurz hinter dem Eintritt zur ipsilateralen Seite umgebogen und formt einen distinkten rostro- medial verlaufenden Trakt, den medialen optischen Trakt (Abb. 28-31). Die übrigen ungekreuzten Fasern werden über das gesamte Chiasma opticum verteilt umgebogen und bilden einen breiten latero-caudal des medialen optischen Traktes gelegenen Trakt, den marginalen optischen Trakt. Eine dritte kleine Gruppe von Fasern wird "spät" umgebogen und ist ungefähr ab der Mitte des Chiasma von den Fasern des marginalen optischen Traktes getrennt sichtbar. Von da ziehen sie dorso- caudal entlang des Infundibulum als basaler optischer Trakt in die basale Pedunkel Region (Abb. 24,25,27).

Auf der kontralateralen Seite sind die gleichen Trakte wie ipsilateral zu erkennen, allerdings mit anderer Zuordnung der eintretenden Fasern. Ein Teil der rostro- dorsal eintretenden Fasern zieht in den medialen optischen Trakt. Die caudal eintretenden Fasern schwingen in einem Bogen um den Nucleus praeopticus und ziehen in mehreren axialen Bündeln zentral in den marginalen optischen Trakt ein. Bei den Tieren der Bolitoglossini Gruppe ist der Bogen um den Nucleus praeopticus nicht so ausgeprägt, andererseits der Anteil an axialen Fasern stärker. Bei ihnen ist der Anteil

der axial verlaufenden Fasern am stärksten ausgeprägt. Die dorsal und ventral eintretenden Fasern vermischen sich im Chiasma opticum. Dabei findet eine räumliche Umordnung statt. Kurz vor der Medianlinie werden Fasern sichtbar, die in einem breiten Bündel in den basalen optischen Trakt ziehen.

Zusätzlich sind noch einige Fasern zu erkennen, die senkrecht von der Hauptmasse der Fasern in den Nucleus praeopticus und in den Hypothalamus ziehen, in einer Schlinge durch diese hindurch verlaufen oder dort terminieren (Abb. 38).

3.1.2. Afferente und efferente Retinaverschaltungen des Nucleus praeopticus und des Hypothalamus

Die Projektionen zum Hypothalamus treten in zwei verschiedenen Formen auf: Man findet einerseits Fasern, die senkrecht zum Tractus opticus in einer Schleife durch den Hypothalamus ziehen und ohne erkennbare Kollaterale wieder zurückziehen, und andere, die mit weitreichenden telodendritischen Verzweigungen oft weit in das Neuropil des Hypothalamus ziehen. Beide Phänomene zeigen sich bei allen untersuchten Species. Beide Faserverbindungen sind auf der ipsilateralen und kontralateralen Seite angefärbt.

In der praeopticus Region sind wie im Hypothalamus beide Phänomene der Faserverzweigung zu erkennen. Im Neuropil des Nucleus praeopticus sind terminierende Fasern bedeutend häufiger kontralateral als ipsilateral angefärbt. Bei einzelnen Experimenten und bestimmten Species konnten Fasern bis in Höhe der Commissura anterior verfolgt werden.

Im gesamten Bereich des Nucleus praeopticus sind öfter angefärbte Kerne zu erkennen. Die meisten der Zellen zeigen keine dendritischen Verzweigungen und werden deshalb, wie andere angefärbte Zellen in anderen Gehirnteilen, als Gliazellen eingestuft. Im anterioren Teil des Nucleus sind allerdings noch Zellen angefärbt, die klare dendritische Verzweigungen zeigen (Abb. 47). Diese retina efferenten Neurone sind nur bei Species wie *B. subpalmata*, *Ba. attenua-*

tus, *C. lavae* und *Ps. cephalica* zu erkennen. Bei vielen Versuchen auch mit diesen Species wurden gleichzeitig Anfärbungen des Nervus olfaktorius durchgeführt. Eine Entscheidung zwischen retina -efferenten Neuronen oder Anfärbungen des Nervus terminalis (Abb. 38) kann nicht getroffen werden.

3.1.3. Kontralaterale Projektionen im Di- und Mesencephalon

3.1.3.1. Projektionen zum rostralen Thalamus

Hinter dem Chiasma opticum ziehen der mediale und der marginale optische Trakt in dorsaler Richtung. Der mediale optische Trakt verläuft rostral und medial immer parallel zum marginalen optischen Trakt. Der mediale optische Trakt zieht zu zwei Terminalgebieten auf Höhe des Sulcus medialis thalami. Das am weitesten rostral und dorsal gelegene Gebiet ist das Neuropil Bellonci pars medialis. Es beginnt am rostro -marginalen Rand des Thalamus direkt unter der Pia und zieht mit ellipsoider Gestalt nach caudo -medial (Abb. 5-8). Im Schnitt zeigt es eine gleichmäßige Anfärbung (Abb. 21b,c). Das zweite Projektionsgebiet, das Neuropil Bellonci pars lateralis, verläuft wie das Neuropil Bellonci pars medialis vom rostro -marginalen Rand des Thalamus nach caudo -medial, ist dabei aber immer etwas größer als das Neuropil Bellonci pars medialis.

Die Innervierung der beiden Projektionsgebiete durch den medialen optischen Trakt ist bei den einzelnen Species unterschiedlich stark. Bei den Plethodontini erfolgt die Faserversorgung des Neuropil Bellonci pars medialis zum großen Teil über das Neuropil Bellonci pars lateralis, bei den Bolitolllossini erfolgt sie stärker direkt über den medialen optischen Trakt. Die relative Größe der beiden Projektionsgebiete schwankt ebenfalls zwischen den einzelnen Species. Bei *Plethodon*, *Desmognathus* und *Hydromantes* sind sie kleiner als bei *Bolitoglossa* und *Eurycea*. Die kleinsten untersuchten Tiere *Ba. attenuatus* und *Th. narisovalis* zeigen dabei die relativ größten Projektionsgebiete.

Am weitesten rostral und ventral ist noch ein schwaches diffuses Terminalgebiet angefärbt, das hier als rostrales Neuropil für Caudata neu beschrieben wird. Es wird von Fasern des medialen optischen Traktes innerviert, die oft in einer Schleife um das rostrale Neuropil herumziehen (Abb. 35). Das rostrale Neuropil ist bei Species wie *Ba. attenuatus*, *B. subpalmata* und *C. larvae* relativ gut sichtbar, bei anderen dagegen stark von Fasern überlagert und nicht klar zu erkennen.

Das dritte Projektionsgebiet, auf der Höhe des Sulcus medialis thalami, ist das Corpus Geniculatum Thalicum. Es liegt caudal und ventral des Neuropil Bellonci pars lateralis und wird von den Fasern des marginalen optischen Traktes überlagert und versorgt (Abb. 21a-c).

Alle Projektionsgebiete des anterioren Thalamus sind bei den untersuchten Species aus der Bolitoglossini -Gruppe, vor allem bei den kleineren Species, relativ am größten.

3.1.3.2. Projektionen zum posterioren Thalamus

Von den Projektionsgebieten im rostralen Thalamus zieht der marginale optische Trakt in caudaler Richtung zum Praetectum. Axial des marginal ziehenden Traktes befindet sich ein von Terminalien freies Gebiet (Abb. 40). Erst kurz vor der Commissura posterior ist ein Projektionsgebiet unter dem Trakt zu erkennen, das posteriore thalamische Neuropil. Es zeigt keine gleichmäßigen Anfärbungen, sondern Gebiete mit dichteren und weniger dichten Terminalien. Seine Grenze zur Tectum -Projektion ist nicht scharf und nur in Sagitalschnitten deutlich (Abb. 40).

Der mediale optische Trakt zieht parallel des marginalen optischen Taktes, in diesem Bereich am klarsten von diesem getrennt, zum Praetectum (Abb. 24). Im Bereich rostrolateral der Commissura posterior liegt unterhalb des medialen optischen Traktes ein sichelförmiges Projektionsgebiet, Uncinate Field genannt. Es erstreckt sich in caudaler Richtung unter das posteriore thalamische Neuropil und die T0-Projektion weit nach lateral. Vom Uncinate Field zieht der

mediale optische Trakt entlang der Medianlinie weit nach caudal in das T0 (Abb. 32,36)

3.1.3.3. Projektionen zum T0

Caudal des posterioren thalamischen Neuropil spaltet der marginale optische Trakt in zwei Brachia auf. Der eine verläuft lateral an der Grenze des T0, der andere dorsal entlang der Medianlinie parallel zum medialen optischen Trakt (Abb. 26). Zwischen beiden Brachia spannt sich die T0-Projektion auf, indem Kollaterale oder Fasern in das zwischen ihnen befindliche Projektionsgebiet ziehen und dort terminieren. Am caudalen Rand des T0 bleibt immer ein schmaler Rand frei von Terminalien. Bei den Bolitoglossini ist dieser Rand bis zur Unkenntlichkeit verkleinert, bei den Plethodontini dagegen immer deutlich sichtbar (Abb. 24-27). In Querschnitten zeigt die Projektion im T0 eine leichte Lamellierung, die durch Anhäufung von Fasern in bestimmten Ebenen entsteht. Man erkennt zwei stärker angefärbte Schichten im gesamten Tectum Bereich (Abb. 21e-h,42). Im rostralen T0 sind teilweise noch zwei weitere schwächere Schichten zu erkennen. Aus allen Teilen des T0 ziehen einzelne Fasern senkrecht zur übrigen Projektion tief in das übrige Neuropil bis zum periventrikulären Grau.

Ebenfalls rostral liegt unter der T0- Projektion noch die Projektion des Uncinate Field (Abb. 21e,d). Weiter nach caudal verschmilzt diese mit der T0- Projektion. Der mediale optische Trakt zieht entlang der Medianlinie in das T0 ein, doch nie ganz bis zu dessen caudalem Ende.

Angefärbte Neurone im T0 treten nur bei angefärbten Fasern des Nervus trigeminus auf, wie auch ein im lateralen Tegmentum gelegenes Neuropilgebiet nur bei massiven Anfärbungen des Nervus trigeminus nachzuweisen ist (Abb. 46).

3.1.3.4. Projektionen im basalen optischen Trakt und im basalen optischen Neuropil

Hinter dem Chiasma verläuft der basale optische Trakt breit aufgespalten nach caudal entlang des Infundibulums in die

latero -basale Pedunkel Region. Vor dem Eintritt des Nervus oculomotorius verzweigt sich der Trakt und bildet ein dichtes marginal gelegenes Neuropil, das basale optische Neuropil (Abb. 24,25,27). Neben den Fasern des basalen optischen Traktes ziehen noch Fasern aus allen Teilen der optischen Projektionen in diesen Bereich und terminieren im basalen optischen Neuropil. Einige Fasern ziehen allerdings auch um das basale optische Neuropil herum oder durch dieses hindurch nach caudal. Sie konnten aber nie über den Bereich des Tegmentum isthmi verfolgt werden.

Die Variationen hinsichtlich Größe und Faserverlauf des basalen optischen Traktes und des basalen optischen Neuropil zwischen den verschiedenen Species der Plethodontiden sind gering. Auffällig ist nur eine Verschiebung des basalen optischen Neuropil von lateral nach ventral unter den Pedunkel. Am deutlichsten ist dies bei *C. lavae*, wo es nicht mehr lateral, sondern ventral unter dem Pedunkel liegt (Abb. 35,39).

3.1.4. Ipsilaterale Projektionen

3.1.4.1. Projektionen zum rostralen Thalamus

Auf der Höhe des Sulcus medialis thalami innerviert der mediale optische Trakt entsprechend zur Situation auf der kontralateralen Seite die Neuropile Bellonci pars lateralis und pars medialis (Abb. 28-31). Das Neuropil Bellonci pars medialis ist bei allen Species das am intensivsten angefarbte Terminalgebiet. Es ist kaum schwächer als auf der kontralateralen Seite (Abb. 31). In Querschnitten hat es eine längliche Form, bei der im Vergleich zu kontralateral vor allem laterale Anteile verlorengehen (Abb. 21a-c). Die Anfärbungen sind nicht einheitlich, sondern sind axial stärker als lateral. Bis auf das Fehlen der lateralen Anteile ist aber kein Unterschied in Lage und Gestalt zur kontralateralen Seite festzustellen.

Das Neuropil Bellonci pars lateralis ist immer etwas schwächer als das Neuropil Bellonci pars medialis und zeigt

stärkere Variationen beim Vergleich der Anfärbungen zwischen den verschiedenen Species. Die Plethodontini -Gruppe zeigt die schwächsten Anfärbungen des Neuropil Bellonci pars lateralis. Bei *E. eschscholtzii* ist es nur schwach vom Hintergrund abgehoben. Bei *P. cinerius*, *P. vehiculum* und *A. lugubris* ist es immer deutlich angefärbt (Abb. 30). Das Zentrum des Projektionsgebietes erscheint schwächer als die begrenzenden Ränder. *D. ochrophaeus* zeigt gegenüber der Plethodontini -Gruppe kaum Veränderungen (Abb. 28). Bei *E. bislineata* sind beide Neuropile Bellonci größer und intensiver angefärbt, liegen weit dorsal immer spiegelbildlich zur kontralateralen Seite (Abb. 29). Die Bolitoglossini Gruppe zeigt immer die stärksten Anfärbungen und größten Projektionsgebiete (Abb. 23,31a). Die stärksten Anfärbungen werden bei den kleinsten Species *Th. narisovalis* und *Ba. attenuatus* nachgewiesen (Abb. 22a). Die Anfärbungen der Neuropile Bellonci sind hierbei gleich intensiv und entsprechen von Lage, Gestalt und Intensität der Anfärbung der kontralateralen Seite.

Ein ipsilaterales rostrales Neuropil ist nur bei *Ba. attenuatus*, *B. subpalmata* und *C. laevis* nachzuweisen. Die Anfärbungen sind schwach und bestehen nur aus wenigen Terminalien.

Der marginale optische Trakt ist im Gegensatz zur kontralateralen Seite nicht einheitlich angefärbt, sondern zieht in mehreren Faszikeln zum Corpus Geniculatum Thalamicum und Neuropil Bellonci pars lateralis. Der Anteil der axial einziehenden Fasern ist bei allen Species reduziert. Das Corpus Geniculatum Thalamicum zeigt die stärksten Variationen in der Intensität der Anfärbungen sowie in der Größe des Terminalgebietes (Abb. 9-12).

Bei *E. eschscholtzii* ist der marginale optische Trakt und das Corpus Geniculatum Thalamicum nur ganz schwach angefärbt. Bei Plethodon, Aneides, Eurycea und Desmognathus verläuft der marginale optische Trakt in zwei stärkeren Faszikeln über die Projektionsgebiete (Abb. 28-30). Die Anfärbungen des Corpus Geniculatum Thalamicum sind etwas

schwächer als die der Neuropile Bellonci. Im Vergleich zur kontralateralen Seite sind die Neuropilgebiete deutlich kleiner, vor allem durch Verluste im medialen Bereich, liegen ansonsten jedoch spiegelbildlich (Abb. 13-16).

Bei den Bolitoglossini, mit Ausnahme von *Hydromantes*, der ungefähr der vorherigen Gruppe entspricht (Abb. 17), werden die stärksten Anfärbungen nachgewiesen. Der marginale optische Trakt ist massiv angefärbt und in zwei bis drei Faszikel aufgeteilt. Zwei teilweise getrennte Neuropilgebiete des Corpus Geniculatum Thalamicum sind bei *B. subpalmata* zu erkennen (Abb. 20). Die beiden kleinsten Species *Ba. attenuatus* und *Th. narisovalis*, zeigen fast keine Faszikulierung. Die Anfärbungen sind gleichmäßig mit einem ansteigenden Gradienten von ventral nach dorsal. Das Corpus Geniculatum Thalamicum ist bei allen Bolitoglossini relativ groß mit spiegelbildlicher Lage und fast gleicher Größe zur kontralateralen Seite.

3.1.4.2. Projektionen zum posterioren Thalamus

Von den Neuropilen Bellonci zieht der mediale optische Trakt als scharf abgegrenzter Trakt caudal zum Uncinate Field. Das Uncinate Field hat bei allen Species ungefähr die gleiche Größe und Lage sowohl ipsi- als auch kontralateral. Die Anfärbungen sind immer massiv aber nie so stark wie kontralateral (Abb. 21d,e).

Der marginale optische Trakt zieht im posterioren Thalamus bei fast allen Species in mehreren Faszikeln zum posterioren thalamischen Neuropil. *Ensatina* zeigt als Ausnahme fast überhaupt keine Anfärbungen in diesem Bereich (Abb. 15). *Plethodon*, *Aneides*, *Desmognatus*, *Eurycea* und *Hydromantes* zeigen drei angefärbte Faszikel. Das größte Ausmaß in der Faszikulierung zeigt *B. subpalmata*. Bei *B. subpalmata* können vier Faszikel mit vier Terminationsfeldern im posterioren thalamischen Neuropil nachgewiesen werden. Diese Unterteilungen sind bei whole mounts und in Schnitten gut abzugrenzen und konnten auch rekonstruiert werden (Abb. 12, 20, 23b, 31).

3.1.4.3. Projektionen zum Tectum Opticum

Die Anfärbungen des medialen optischen Traktes sind bei allen Species mit Ausnahme von *E. eschscholtzii* im Bereich des T₀ vergleichbar. Er zieht, ähnlich wie kontralateral vom Uncinate Field entlang der Medianlinie fast bis zum caudalen Rand des T₀, verliert sich aber immer etwas früher als der mediale optische Trakt der kontralateralen Seite. Besonders schön ist der mediale optische Trakt bei Tieren wie *Desmognathus* und *Hydromantes* angefärbt (Abb. 28,32,36). Die laterale Projektion des Uncinate Field zieht als unterste Schicht der Retina Projektion in das T₀ ein (Abb. 22b,23c,43). Sie ist im rostralen Teil klar von der untersten Schicht der Projektion des marginalen optischen Traktes getrennt, mit der sie dann weiter caudal verschmilzt.

Die Projektion im marginalen optischen Trakt zeigt wie im Diencephalon starke Variationen. Für alle Species gleich ist nur die Aufspaltung des marginalen optischen Traktes in ein *Brachium pars lateralis* und *pars medialis*.

Bei der *Plethodontini* -Gruppe, *D. ochrophaeus* und *Hydromantes* ist die Projektion im rostralen Teil zweischichtig. Die untere Schicht (Schicht 4 nach Herrick 1948) ist dabei über die gesamte Breite angefärbt. Die obere Schicht (Schicht 2) ist nur im zentro-rostralen Teil zu erkennen (Abb. 21). Die Projektionen ziehen im Vergleich zu kontralateral nur etwa halb so weit in das T₀ ein (Tab. 1 Abb. 13,16,17,44).

Diesen ipsilateralen Projektion entsprechen auch die Projektionen bei *S. salamandra*. Die Projektion von *S. salamandra* in Schicht vier zieht ebenfalls etwa bis zur Hälfte der Projektion der kontralateralen Seite und ist auch in der Organisation fast gleich (Tab. 1).

Bei *Eu. bislineata* sind beide Schichten stärker angefärbt und ziehen weiter caudal. Auch hier ist Schicht 4 stärker und in der gesamten Breite angefärbt, Schicht 2 dagegen nur im zentro-rostralen Bereich (Abb. 41) nachzuweisen. Die Projektionen ziehen im Vergleich zu kontralateral etwas mehr als halb so weit in das T₀ (Tab. 1 Abb. 13,14,17).

Die massivsten Projektionen zeigen die *Bolitoglossini*. Die

Fasern und Terminalien in Schicht 4 sind deutlich ausgeprägt und fast zum caudalen Rand des T0 nachzuweisen. Schicht 4 bleibt bis zur Mitte des T0 klar abgegrenzt. Weiter nach caudal wird die Anfärbung graduell schwächer und die klare Abgrenzung verschwimmt. Die Anfärbungen ziehen fast genauso weit nach caudal in das T0 wie auf der kontralateralen Seite. Bei *C. laevis* sind einzelne Fasern bis zum caudalen Rand des T0 zu erkennen (Tab. 1, Abb. 18,19,20,34,46). Die Projektionen in Schicht 2 sind deutlich schwächer als in Schicht 4. Im Gegensatz zu den anderen Species sind sie nicht auf den rostro-zentralen Bereich beschränkt, sondern sind breiter und ziehen weiter caudal. Die Abgrenzung der Terminalfelder ist undeutlicher als bei Schicht 4. Während diese rostral noch als Schichtung vorliegen, verlieren sich die telodendritischen Verzweigungen im caudalen Bereich in allen Schichten (Abb. 23d,45). Telodendritische Verzweigungen einzelner Axone konnten sich teilweise auf ein Achtel des T0 erstrecken und zeigen in whole mounts schöne marginal gelegene mosaikartige Verzweigungen (Abb. 37).

Die kleinsten Species *Ba. attenuatus* und *Th. narisovalis* zeigen keine deutlichen Unterschiede gegenüber den anderen Bolitoglossini (Abb. 22c,d). Die massivsten ipsilateralen Projektionen im T0 wurden bei dem untersuchten *C. laevis* nachgewiesen.

Ein Vergleich der Tiefe der ipsilateralen Projektionen zu denen auf der kontralateralen Seite zeigt, daß die ipsilaterale Projektion in Schicht 4 nicht von der kontralateralen Projektion getrennt ist. Die ipsilaterale Projektion liegt im Mittel um $1,2\% \pm 2,5\%$ relativ zur Neuropildicke tiefer als kontralateral (Tab. 2). Wenn man zur Standardabweichung noch die Dicke der ipsilateralen Projektion berücksichtigt, so kann man sagen, daß die ipsilaterale und die kontralaterale Projektion in gleicher Tiefe in das T0 einziehen.

Tabelle 1

Vergleich der verschiedenen ipsilateralen Projektionen mit anderen Eigenschaften der Tiere

	Fam.	Zunge ¹	Lebens- weise ²	Augen- stellung ³	T0 ⁴
D. ochrophaeus	D	I	+++	105°	47%
Eu. bislineata	E	IV	+++	96°	58%
E. eschscholtzii	P	III	+	101°	0%
P. cinerius	P	II	++	99°	49%
P. vehiculum	P	II	++	99°	46%
A. lugubris	P	II	++	97°	44%
H. italicus	B(H) ⁵	VII	+	82,2°	51%
Ps. cephalica	B(B)	VI	+	82°	83%
Ps. leprosa	B(B)	VI	+	82°	82%
B. subpalmata	B(B)	VI	+	81,9°	86%
C. lavae	B(B)	VI	++	?	96%
Th. narisovalis	B(B)	VI	+	91°	86%
Ba. attenuatus	B(Ba)	VIII	+	93,1°	89%
S. salamandra ⁶			+	97°	47%

- 1) Die Einteilung der Zungentypen erfolgt nach Lombard und Wake (1977). Die Beweglichkeit nimmt bis VI zu. VII, VIII sind Sonderfälle, die nahe zu VI stehen.
- 2) + = träge ++ = beweglich +++ = flink
- 3) Die Werte stammen von Linke (1984) bei Standardabweichungen bis 9°.
- 4) Es wurde bestimmt wie weit die ipsilaterale Projektion vor der kontralateralen im T0 endet. Die Angaben sind in % von ipsilateraler zu kontralateraler Projektion.
- 5) Die Angaben in Klammern sind Untergruppen der Familie der Bolitoglossini.
- 6) Diese Species, die zu den Salamandridae gehört, wurde als Vergleich hinzugenommen. Die Augenwerte stammen von Sivak und Warburg (1980). Es handelte sich um ein juveniles Tier.

Tabelle 2

Vergleich der Tiefe der ipsilateralen und kontralateralen Projektionen

Species

Versuch Nr.	kontralateral	ipsilateral	Dicke ipsi.	Diff.

<i>Ba. attenuatus</i>				
175/3	32%	27,3%	9,3%	-4,7%
173/3	35%	35,3%	11,9%	+0,3%
162/4	32,7%	27,8%	9,7%	-4,9%
162/4	30%	27,8%	10,2%	-2,2%
<i>Eu. bislineata</i>				
219/2	36,4%	38,5%	11,4%	+2,1%
219/2	39,1%	35,5%	12%	-3,6%
<i>B. subpalmata</i>				
244/3	41%	39%	9,8%	-2%
245/3	37,4%	34,4%	15,9%	-3%
<i>C. larvae</i>				
246/4	37,2%	39,3%	15%	+2,1%
246/4	29,4%	29,3%	12,4%	-0,1%
<i>Ps. cephalica</i>				
130/7	34,8%	32,3%	14,2%	-2,5%
130/8	36,8%	37,5%	15,4%	+0,7%

Es wurde der Abstand vom periventrikulären Grau zur Retina - Projektion in Prozent zur gesamten Neuropildicke bei Standardabweichungen bis zu 15% vermessen. Die Differenz (Diff.) gibt die unterschiedliche Tiefe der ipsilateralen und kontralateralen Projektion. Bei Werten mit Minus liegt die ipsilaterale Projektion tiefer als die kontralaterale Projektion.

Gemessen wurde jeweils eine Objektträgerreihe von 5-8 Schnitten. Dabei wurden nur Tiere mit ausgeprägten ipsilateralen Projektionen im caudalen Teil des T0 vermessen, da Messungen im rostralen Teil von Schnitt zu Schnitt zu starke Veränderungen zeigen.

3.2. Retinotope Projektionen bei Plethodontidae

3.2.1. Projektionen des nasalen Quadranten

Beim Eintritt ins Chiasma opticum kann keine klare retinotope Zuordnung der nasalen Opticus -Fasern getroffen werden. Im weiteren Verlauf ziehen die Fasern im marginalen optischen Trakt zu den Projektionsgebieten im anterioren Thalamus. Das Neuropil Bellonci pars medialis sowie der mediale optische Trakt und das Uncinate Field zeigen keine Anfärbungen. Die Anfärbungen im Corpus Geniculatum Thalamicum und Neuropil Bellonci pars lateralis liegen im rostro-ventralen Bereich der Projektionsgebiete und sind nur schwach direkt unter der Pia liegend nachzuweisen. Von dort ziehen die Fasern im marginalen optischen Trakt zentral in das posteriore thalamische Neuropil. Dort konnte kein dem marginalen optischen Trakt unterliegendes Terminalgebiet nachgewiesen werden. Im T0 ziehen die Fasern zu gleichen Anteilen im marginalen optischen Trakt pars lateralis und pars medialis zu dem caudal im T0 gelegenen Terminalgebiet (Abb. 50). Nur vereinzelt ziehen Fasern direkt über das T0 in das caudal gelegene Projektionsgebiet. Einige wenige dicke Fasern ziehen im Pedunkel -Bereich zum basalen optischen Neuropil ohne erkennbare topische Anfärbung des Projektionsgebietes.

Ipsilaterale Fasern werden nur vereinzelt im Bereich des anterioren Thalamus nachgewiesen (Abb. 60 als Zusammenfassung).

3.2.2. Projektionen des ventralen Retinaquadranten

Die Fasern des ventralen Quadranten treten am Chiasma opticum ventral ein (Abb.59). Im weiteren Verlauf ziehen sie kontralateral im marginalen optischen Trakt zu den Neuropilen Bellonci sowie etwas schwächer zum Corpus Geniculatum Thalamicum. Die Anfärbungen der Projektionsgebiete liegen im medialen Bereich. Der mediale optische Trakt ist erst ab dem anterioren Thalamus zu identifizieren und zieht zum schwach angefärbten Uncinate Field. Die übrigen Fasern ziehen medial

im marginalen optischen Trakt zum posterioren thalamischen Neuropil, das nur schwache Projektionen im medialen Bereich zeigt. Im T0 ziehen die Fasern fast ausschließlich im marginalen optischen Trakt pars medialis zum tectalen Projektionsgebiet des ventralen Quadranten, das am medialen Rand des T0 liegt (Abb. 49). Wenige Fasern, die in das basale optische Neuropil ziehen, sind immer angefärbt.

Ipsilaterale Projektionen verlaufen im marginalen optischen Trakt zum Neuropil Bellonci pars lateralis und etwas weniger ausgeprägt zum Corpus Geniculatum Thalicum. Im medialen optischen Trakt sind spärliche Anfärbungen ab dem anterioren Thalamus zu erkennen, die sich bis zum Uncinate Field erstrecken. Anfärbungen im posterioren thalamischen Neuropil sind schwach im medialen Bereich zu erkennen. Fasern im T0 werden nur im rostro -medialen Bereich auf die unterste Schicht beschränkt gefunden.

3.2.3. Projektionen des dorsalen Quadranten

Die Fasern des dorsalen Retinaquadranten treten am Chiasma opticum vor allem dorsal ein (Abb. 59). Auf der kontralateralen Seite zieht die Hauptmasse der Fasern im lateralen Bereich des marginalen optischen Trakt in die Projektionsgebiete des anterioren Thalamus. Die Anfärbungen sind dort immer im lateralen Bereich der Projektionsgebiete (Abb. 58). Von da zieht die Hauptmasse der Fasern weiter lateral im marginalen optischen Trakt zum posterioren thalamischen Neuropil. Dort ist ebenfalls lateral ein deutliches Projektionsgebiet zu erkennen. Der mediale optische Trakt ist ab dem anterioren Thalamus deutlich angefärbt und zieht zum Uncinate Field, das keine topischen Anfärbungen zeigt. Von dort zieht er entlang der Medianlinie bis weit in das T0. Die übrigen Fasern ziehen vom posterioren thalamischen Neuropil im marginalen optischen Trakt pars lateralis in das Terminalgebiet des dorsalen Quadranten, das lateral im T0 liegt (Abb. 52). Im basalen optischen Trakt sind immer einige dicke Fasern angefärbt, die im gesamten Bereich des basalen optischen Neuropil terminieren.

Die Anfärbungen auf der ipsilateralen Seite sind stärker als die des ventralen Quadranten. Im anterioren Thalamus sind alle Projektionsgebiete nachzuweisen. Eine Topie mit gleicher Lage innerhalb der Projektionsgebiete ist schwer abzusichern, da die Anfärbungen bei den einzelnen Versuchen stark variieren. Es fehlt aber z. B. immer der dorso - mediale Teil des Corpus Geniculatum Thalamicum entsprechend zur kontralateralen Seite. Bei den Anfärbungen im Praetectum und TO sind deutliche Unterschiede innerhalb der einzelnen Species vorhanden. Bei *D. ochrophaeus* und *H. italicus* sind nur wenige Fasern im posterioren thalamischen Neuropil und im lateralen Bereich des TO angefärbt. Das Uncinate Field sowie der mediale optische Trakt zeigen nur schwache Anfärbungen. Bei *Ba. attenuatus* ist das Uncinate Field relativ deutlich und erstreckt sich im rostralen TO auf die gesamte Breite der untersten optischen Projektionsschicht. Anfärbungen im posterioren thalamischen Neuropil und im TO sind nur bei *Ba. attenuatus* deutlich. Wie auf der kontralateralen Seite verlaufen sie im lateralen Bereich und bilden ein von der Lage zur kontralateralen Seite spiegelbildliches Terminalgebiet aus. Dieses ist auf Schicht 4 der Retinaprojektion beschränkt. Nur wenige Fasern außerhalb des Bereiches der kontralateralen Projektion sind zu erkennen. In Schicht 2 sind in diesem Bereich im Gegensatz zur ipsilateralen Projektion des gesamten Auges keine Anfärbungen zu erkennen.

3.2.4. Kontralaterale Projektionen des temporalen Quadranten

Die Fasern aus dem temporalen Quadranten treten am Chiasma opticum meist in zwei Bündeln ein. Der größere Teil tritt caudal ein und ein kleinerer rostral (Abb. 54,59). Ein Teil der rostral eintretenden Fasern bildet den medialen optischen Trakt im anterioren Thalamus. Die caudal eintretenden Fasern schwingen um den Nucleus praeopticus und ziehen in vielen axialen Faserbündeln zu den Projektionsgebieten des anterioren Thalamus, die alle gut angefärbt sind. Der mediale optische Trakt ist deutlich und verläuft zu den Neuropilen Bellonci und von dort zum Uncinate Field, das

ebenfalls stark angefärbt ist. Die Fasern im marginalen optischen Trakt verlaufen zentral mit einem kleinen lateralen Faszikel (Abb. 48). Die Anfärbungen der thalamischen Projektionsgebiete liegen topisch im caudo -axialen Bereich der Projektionsgebiete mit klarer Topie (Abb. 57). Unterhalb der Fasern, die zentral über das posteriore thalamische Neuropil ziehen, ist ein deutliches Terminalgebiet angefärbt. Von dort ziehen die Fasern des temporalen Retinaquadranten in den rostralen Bereich des T0 und bilden dort ein Projektionsgebiet (Abb. 48). Die Fasern ziehen nicht über die beiden Brachii des marginalen optischen Traktes, sondern direkt in das Projektionsgebiet ein. Die Anfärbungen erstrecken sich über die gesamte Dicke der retinofugalen Projektion, mit deutlicher Schichtung (Abb. 55,56). Die Anfärbung des Uncinate Field zieht zusätzlich als unterste Schicht in das T0 ein.

Die Anfärbungen des basalen optischen Neuropil sind immer stärker als aus den übrigen Quadranten, besitzen aber keine Topie.

3.2.5. Ipsilaterale Projektionen des temporalen Quadranten

Die ipsilaterale Projektion verläuft ab dem Chiasma opticum in einem massiven medialen optischen Trakt und einem schwächeren marginalen optischen Trakt, der marginale und axiale Anteile enthält (Abb. 53,54). Das Corpus Geniculatum Thalicum schwankt in seiner Intensität bei den Species mit verschieden starken ipsilateralen Projektionen aus dem gesamten Auge, ist dabei immer schwächer als auf der kontralateralen Seite. Die Intensität der Anfärbungen der Neuropile Bellonci und des Uncinate Field sind immer massiv, teilweise stärker als kontralateral angefärbt. Alle bisher beschriebenen thalamischen Projektionsgebiete zeigen eine Topie, die von Versuch zu Versuch schwankt. Die Topie ist dabei deutlicher zwischen als innerhalb der einzelnen Projektionsgebiete (Abb. 57).

Die Anfärbungen im posterioren thalamischen Projektionsgebiet sind topisch und liegen immer etwas weiter lateral als

auf der kontralateralen Seite. Die Anfärbung im T0 ist von der Lage her spiegelbildlich zu kontralateral (Abb. 55,56). Dabei wird Schicht 2 und 4 angefärbt, die auch bei den ipsilateralen Projektionen des gesamten Auges nachgewiesen wurden. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Species entsprechen den Anfärbungen aus dem gesamten Auge, sind jedoch bedeutend geringer. Auch bei Species mit geringeren ipsilateralen Projektionen sind noch deutliche Anfärbungen im rostralen Bereich des T0 vorhanden, die in Schicht 4 des T0 liegen. Erwähnt werden müssen noch einzelne Fasern, die in den übrigen Bereich des T0 ziehen und weder auf bestimmte Schichten noch auf bestimmte Bereiche des T0 beschränkt sind.

Das basale optische Neuropil ist auf der ipsilateralen Seite bei Injektionen im temporalen Retinaquadranten immer angefärbt. Die Projektionen sind, ähnlich wie kontralateral, nicht topisch.

3.3. Normalentwicklung der Retina -Projektionen bei Triturus alpestris

3.3.1. Embryonalentwicklung der kontralateralen Projektionen

Bei Embryonen im Stadium 32,33 (genannt die frühen Schwimmer, nach Herrick 1941), bei denen die Fissura corioidea geschlossen ist, sind die ersten Fasern am Chiasma opticum zu erkennen. Sie kreuzen zur kontralateralen Seite und ziehen weit axial dorso-caudal über das Diencephalon zum T0. Die meisten der angefärbten Fasern enden auf der Höhe des Chiasma opticum. Die Projektionen der Gehirne im frühen Schwimmer Stadium wurden rekonstruiert. In einer solchen Rekonstruktion (Abb. 63) sind die einzigen beiden zum T0 ziehenden Pionier -Fasern klar zu erkennen. Die Fasern, die zum T0 ziehen, sind immer relativ dick im Gegensatz zu denen, die am Chiasma Opticum enden, wo auch einige dünnere Fasern angefärbt sind. Aufzweigungen im Thalamus sind keine zu erkennen. Nur im T0 zeigen die wenigen dort hin ziehenden Fasern einige nicht zu rekonstruierende Verzweigungen. Diese

Aufzweigungen repräsentieren das Projektionsgebiet im T0, das bei den frühen Schwimmer Stadien in einem kleinen Gebiet am äußersten rostro -lateralen Rand liegt (Abb. 61a). Bei diesen Stadien existiert eine dicke Neuropil -Zone nur am lateralen Rand des T0 und eine dünne Neuropil Zone etwas weiter medial (Abb. 61a).

In den Gehirnen der Embryonen im Stadium 34 -36, genannt die starken Schwimmer, steigt die Zahl der einwachsenden Fasern rapide. Die Fasern ziehen ab dem Chiasma opticum über den Thalamus mit vielen axialen und einigen marginalen Fasern in das T0. Das Projektionsgebiet liegt wie bei den frühen Schwimmern ganz lateral, doch erstreckt es sich etwas weiter nach caudal (Abb. 61b). Klar getrennt sind einige Fasern, die hinter oder ab dem Chiasma opticum von den übrigen optischen Fasern abzweigen. Sie ziehen direkt unter der Pia entlang des Infundibulum in das ventro -basale Gebiet des Pedunkel. Diese Fasern stellen die embryonale Entsprechung des bei adulten Tieren beschriebenen basalen optischen Traktes dar. Kollaterale oder telodendritische Verzweigungen sind weder im Verlauf der Fasern im basalen optischen Traktes noch im basalen optischen Neuropil zu erkennen. Die Fasern enden an der rostralen Grenze des Pedunkel. Die erste angefärbte Pionier -Faser im basalen optischen Trakt ist ab dem Stadium 34 zu erkennen und in der Rekonstruktion deutlich (Abb. 64).

In den Stadien 37 -39, genannt die späten Schwimmer, schlüpfen die Embryonen, und die Dottersack -Resorption wird abgeschlossen. Das Projektionsgebiet im T0 liegt immer noch rostro -lateral und bedeckt nur einen kleinen Teil der Oberfläche (Abb. 61c, 67). Auch zu diesen Stadien besitzt das T0 nur im lateralen Bereich eine dicke Neuropil -Schicht, von der die Retinaprojektion einen kleinen Teil innerviert. In der medial gelegenen dünneren Neuropilzone werden nie angefärbte Fasern nachgewiesen. Die Anzahl der Fasern im basalen optischen Trakt steigt an und ein schwaches Neuropilgebiet wird erkennbar.

Im Stadium 37 sind zwei getrennte Trakte ab dem Sulcus

medialis thalami zu erkennen. Der kleinere mit nur wenigen Fasern ist der mediale optische Trakt und der größere ist der marginale optische Trakt. Der mediale optische Trakt verläuft ab dem Sulcus medialis thalami getrennt vom marginalen optischen Trakt, ist ab dem praetectalen Bereich aber nicht mehr zu verfolgen.

3.3.2. Projektionsgebiete im Diencephalon

In frühen embryonalen Stadien sind keine Projektionsgebiete im Thalamus zu erkennen. Erst kurz vor und während des Schlüpfens sind einige Terminalen unterhalb des marginalen optischen Traktes zu erkennen, und ab Stadium 39, 40 sind zwei getrennte retinofugale Projektionsgebiete zu erkennen (Abb. 65,71). Weiter lateral liegt das schwach angefärbte Corpus Geniculatum Thalicum, das von den Fasern des marginalen optischen Traktes überlagert ist. Weiter medial liegt das kleinere, etwas stärker angefärbte Neuropil Bellonci pars lateralis. Die anschließende Entwicklung der anderen thalamischen Projektionsgebiete ist verbunden mit der Entwicklung des medialen optischen Traktes. Zum Stadium 46 ist ein separates Projektionsgebiet zwischen der Commissura posterior und dem posterioren thalamischen Projektionsgebiet das, Uncinate Field, zu erkennen (Abb. 76). Dieses Projektionsgebiet wird fast ausschließlich von Fasern des medialen optischen Traktes versorgt. Während der weiteren Entwicklung vergrößert sich das Uncinate Field hauptsächlich in caudaler Richtung. Erst spät in der Entwicklung vergrößert sich das Uncinate Field auch in lateraler Richtung (Abb. 76) und zieht als unterste Schicht der retinofugalen Projektion in das TO ein. Selbst drei Monate nach der Metamorphose sind die Anfärbungen des medialen optischen Traktes noch nicht gleich denen der adulten Tiere mit einer Projektion bis nahe zum caudalen Rand des TO (Abb. 70).

Ein drittes kleines, aber scharf abgrenztes Gebiet erscheint ab Stadium 52 im rostralen Thalamus. Es liegt medial zum vorher beschriebenen Neuropil Bellonci pars lateralis und wird als Neuropil Bellonci pars medialis identifiziert (Abb.

72). Seine Faserversorgung erfolgt z.T. über den medialen optischen Trakt, zusammen mit Fasern, die aus dem Neuropil Bellonci pars lateralis absteigen.

Im Stadium 52 sind alle kontralateralen Projektionsgebiete angefärbt. Während der weiteren Entwicklung vergrößern sich die Projektionsgebiete, bis sie drei Monate nach der Metamorphose eine den adulten Tieren fast entsprechende Größe und Gestalt erreicht haben.

3.3.3. Entwicklung der Projektionen im T0 nach dem Schlüpfen

Die Projektion im T0, die schon embryonal ausgebildet ist, zeigt anschließend eine kontinuierliche Vergrößerung. Die Vergrößerung während der weiteren Entwicklung erfolgt von rostral-lateral nach caudo-medial (Abb. 62a-d, 68-70). Nur äußerst selten kann eine Abweichung von diesem Trend beobachtet werden. Drei Monate nach der Metamorphose ist das T0 nahezu vollständig von optischen Fasern bedeckt. Nur ganz medial und caudal sind noch Gebiete frei von optischen Terminalien. Diese Gebiete sind jedoch größer als bei adulten Tieren. Mit Beginn von Stadium 50 sind die beiden das T0 einrahmenden Fasertrakte zu erkennen (Abb. 70). Ab Stadium 51 zeigt das T0 Neuropil eine Schichtung. Nach der Metamorphose sind drei Schichten im rostralen Bereich und zwei Schichten im caudalen Bereich zu erkennen, doch sind diese nicht so ausgeprägt wie bei adulten Tieren (Abb. 79).

Die axiale Ausdehnung des retinofugalen Neuropil wächst ebenfalls während der Entwicklung, bleibt aber relativ zum Gesamtwachstum des T0 Neuropil etwas zurück (Abb. 77-79). Die Anfärbungen im rostralen Bereich des T0 sind während der gesamten Entwicklung kräftiger als im caudalen Bereich.

Die Entwicklung des posterioren thalamischen Neuropil ist nur schwer zu verfolgen, scheint aber dem Entwicklungsablauf im T0 zu entsprechen.

3.3.4. Projektionen im basalen optischen Trakt und basalen optischen Neuropil

Obwohl Fasern schon embryonal im basalen optischen Trakt zu erkennen sind, steigt die Zahl der retinofugalen Fasern verstärkt in den Stadien 41, 42 an. Zum selben Zeitpunkt sind einige Neurone des Oculomotorius -Komplex angefärbt (Abb. 73). Kurze dendritische Verzweigungen können aus dem unausgereiften Neuropil des Pedunkel in das basale optische Neuropil verfolgt werden. Während der weiteren Entwicklung wächst das ganze Neuropil des Pedunkels sowie die Region des basalen optischen Neuropil. Die dendritischen Verzweigungen der Oculomotorius -Neurone wachsen bei Vergrößerung des Neuropil, wobei sie mit dem basalen optischen Neuropil in Verbindung bleiben (Abb. 73,74). Jedoch verringert sich das relative Ausmaß der Verbindung mit dem basalen optischen Neuropil auf Grund der zunehmend längeren dendritischen Verzweigung im pedunklären Neuropil.

3.3.5. Ipsilaterale Projektion

Zu Beginn der "starken Schwimmer"-Stadien sind einige ipsilaterale Fasern selbst bei Embryonen nachzuweisen. Bis zu den mittlarvalen Stadien ist eine leichte Zunahme der ipsilateralen Projektionen zu erkennen, die bei einigen Tieren eine Zuordnung zu einem Neuropil Bellonci und einem Corpus Geniculatum Thalicum im rostralen Thalamus erlauben. Anfärbungen über den thalamischen Bereich hinaus waren nie dargestellt. Ab den mittlarvalen Stadien bis zur Metamorphose nehmen die ipsilateralen Anfärbungen wieder leicht ab. Mit Beginn der Metamorphose, wenn die Larven das Wasser verlassen, steigt die Zahl der ipsilateralen Fasern erneut an. Nach der Metamorphose sind die Neuropile Bellonci, das Uncinate Field sowie ein schwach angefärbtes Corpus Geniculatum Thalicum zu erkennen (Abb. 80). Selbst drei Monate nach der Metamorphose entsprechen die nachgewiesenen ipsilateralen Projektionen nicht denen bei adulten Tieren. Projektionen in das T0 und das basale optische Neuropil sind überhaupt noch nicht zu erkennen.

3.3.6. Retino -retinale Verschaltung

Mit Beginn der starken Schwimmer -Stadien und während der gesamten Entwicklung werden bei einigen Versuchen Fasern gefunden, die nicht zu den Terminalgebieten im Di- und Mesencephalon ziehen, sondern in den kontralateralen optischen Nerven eintreten (Abb. 81). Sie zweigen direkt hinter dem Chiasma opticum in den Nervus Opticus, wobei nicht zu erkennen ist, ob es sich dabei um kollaterale Fasern oder Axone handelt. Bei einigen der Versuchstiere wurde auch das kontralaterale Auge untersucht. Dort können Fasern im Austritt des Nervus Opticus festgestellt werden (Abb. 82). In wenigen Ausnahmen werden auch schwach angefärbte Neurone in der Retina -Ganglienzellschicht nachgewiesen. Das Phänomen der retino -retinalen Verschaltung kann ohne quantifizierbare Unterschiede zu allen Entwicklungsstadien, sowie bei einigen adulten Plethodontiden festgestellt werden.

Zu diesen retino -retinalen Fasern sind öfter einige Fasern zu erkennen, die nicht zu den Terminalgebieten im Di- und Mesencephalon ziehen, sondern scheinbar ungerichtet im Neuropil und periventriculärem Grau terminieren.

Tabelle 3

Stadium	Alter	N	Beginn der Projektion
32	11	2	Chiasma, T0
33	12	1	
34	13	3	BOT
35	14	5	(Ipsilaterale)
36	15	3	
37	16	6	MaOT, MeOT
38	17	4	
39	18	6	NB, CGT
geschlüpft			
40	20	4	
41	21	2	
42	25	4	BON, N III
43	28	1	
44	31	2	
45	34	-	
46	37	1	UF
47	38	2	
48	40	3	
49	41	2	
50	42	2	
51	43	1	T0 -Schichtung
52	48	5	NBm
53	60	5	
Beginn der Metamorphose			
54	67	2	Ipsilaterale
55	72	2	
56	77	2	
Ende der Metamorphose			
	84	2	
	177	2	

Alle Abkürzungen befinden sich in der Abkürzungsliste am Ende der Arbeit

3.4. Afferente und efferente Verschaltung des Tectum opticum bei S. salamandra und B. subpalmata

3.4.1. Injektion

Das TO der Caudata besteht aus einem periventrikulären Grau und einem sich anschließenden ungeschichteten Neuropil. Der marginale Teil des TO -Neuropils ist Ziel der retinofugalen Fasern. Der axiale Teil beinhaltet die Faser Verbindung zu anderen Gehirnteilen. An der Grenze dieser beiden Neuropilzonen liegen häufig ausgewanderte Zellen, die bei Plethodontidae stärker als bei Salamandridae auftreten. Die direkt um den Ventrikel liegenden Ependymzellen sind immer deutlich zu erkennen. Eine feinere Bestimmung der Schichten im TO z.B. nach Herrick (1948) ist für die Auswertung der Injektionsorte und deren Lage nicht notwendig. Es wird unterschieden nach: kleinen Injektionen, die auf die Retinafaserschicht begrenzt und nie mehr als 150µm im Durchmesser betragen; großen Injektionen, die tief in die abführende Faserschicht oder bis in das periventrikuläre Grau ragen, einen bedeutend größeren Durchmesser besitzen, klar auf das TO begrenzt sind und sich meistens innerhalb eines Quadranten befinden. (Abb. 93,94). Injektionen, die sich über den Rand des TO ausdehnen, oder bei denen HRP in den Ventrikel gelangte, wurden nur in Bezug auf die bei anderen Injektionen gefundenen Ergebnisse ausgewertet. Die Anzahl der nachweisbaren Fasertrakte und Zellgruppen variierte stark mit der Tiefe und dem Ort der Injektion (Tab. 4, 5).

Die Bezeichnung der verschiedenen Gehirnregionen erfolgte nach Herrick (1948). In einigen Ausnahmen wurden auch Bezeichnungen von Kokoros und Northcutt (1977) und Larsell (1967) verwendet.

3.4.2. Afferente Verschaltung des Tectum opticum

3.4.2.1. Telencephalon

Angefärbte Zellen können auf der ipsilateralen Seite in der Amygdala Region und am Beginn des Striatum nachgewiesen

werden. Die kleinen Zellen (6- 9 μ m) sind immer schwach angefärbt ohne weit zu verfolgende dendritische Verzweigungen (Abb. 89). Sie resultieren aus großen Injektionen im temporalen Bereich. Ihre Anzahl ist stark erhöht, wenn die Injektion Teile des dorsalen Tegmentum erfaßt (Tab. 4).

3.4.2.2. Diencephalon

Hier werden drei Zellgruppen angefärbt. Die eine liegt im ventralen Thalamus auf Höhe des Sulcus ventralis thalami (Abb. 84e,85d,90). Diese Zellgruppe ist in dorso- ventraler Richtung eng begrenzt, in rostro- caudaler Richtung säulenförmig ausgedehnt. Die Zellen sind mittelgroß (10-16 μ m) mit langen apikalen Schäften und schmalen dendritischen Verzweigungen. Die stärksten Anfärbungen resultieren aus großen Injektionen im rostralen Quadranten des T0, sind aber auch bei kleinen Injektionen aus diesem Quadranten vorhanden. Injektionen im lateralen T0 und medialen T0 führen nur hin und wieder zu Anfärbungen im ventralen Thalamus. Dagegen können aus Injektionen im caudalen T0 keine Neurone nachgewiesen werden.

Eine weitere angefärbte Zellgruppe liegt im dorsalen Thalamus auf Höhe des Sulcus medialis thalami, meist auf den Nucleus von Bellonci (nach Herrick 1948) begrenzt (Abb. 84f,85e,91). Die angefärbten Neurone sind ungefähr 14 μ m groß und besitzen lange apikale Schäfte. Die Anfärbungen im dorsalen Thalamus resultieren ausschließlich aus Injektionen im rostralen Quadranten des T0. Bei Injektionen in die anderen Quadranten werden keine Neurone nachgewiesen (Tab. 4).

Die letzte angefärbte Zellgruppe im Diencephalon liegt im praetectalen Bereich. Das Praetectum wird nach rostral nur unscharf gegen den pars intercalaris thalami und nach caudal durch die Commissura posterior begrenzt. Anfärbungen resultieren aus großen Injektionen im medialen und lateralen T0 und aus großen und kleinen Injektionen im rostralen T0. Angefärbte Neurone sind über den gesamten Bereich des Praetectum, meist am Rand des Grau gelegen, nachzuweisen (Abb. 84g,85f,92,93). Die Neurone sind zwischen 12- 16 μ m dick,

haben lange apikale Schäfte und meist schmale Dendritenbäume. Neben ipsilateralen Anfärbungen können auch kontralateral im Praetectum vor allem bei großen Injektionen im rostralen T0 einige Neurone nachgewiesen werden (Abb. 92). Sie besitzen Axone, die über die Commissura posterior in das T0 ziehen. Unterschiede zu den ipsilateralen Neuronen können weder in der Gestalt noch in der Lage festgestellt werden.

3.4.2.3. Mesencephalon

An der Injektionsstelle im T0 sind Neurone in allen Schichten des periventriculären Grau auch bei kleinen Injektionen angefärbt. Die häufigste Neurongruppe besteht aus kleinen elliptischen Zellen (12µm) mit langen apikalen Schäften und schmalen dendritischen Verzweigungen. Als weitere Neurongruppe sind häufig größere Neurone (15µm) mit kurzen apikalen Schäften und breiten dendritischen Verzweigungen angefärbt. Besonders schöne und interessante Verzweigungen zeigen ausgelagerte Neurone, deren Verzweigungsart sehr unterschiedlich und kompliziert ist.

Nur wenige Neurone können im kontralateralen T0 nachgewiesen werden. Dabei handelt es sich meist um Neurone aus der zweiten Gruppe mit kurzem apikalem Schaft und breiten dendritischen Verzweigungen.

Weitere Anfärbungen findet man im dorsalen Tegmentum. Ipsilateral gelegene Neurone sind aus allen Injektionsorten, unabhängig von der Injektionsgröße angefärbt. Bei medialen Injektionen sind es wenige Neurone, bei lateralen Injektionen sind es bedeutend mehr. Die Anfärbungen zeigen eine klare topische Anordnung. Bei lateralen und medialen Injektionen befinden sich die Neurone direkt ventral der Injektion, bei rostralen Injektionen etwas caudal, bei caudalen etwas rostral, was der kleineren rostro- caudalen Ausdehnung des dorsalen Tegmentum entspricht. Die T0 -Projektion erfaßt den gesamten Bereich des dorsalen Tegmentum. Es handelt sich dabei um mittlere bis große Zellen 16- 22µm, mit kurzem apikalen Schaft und breiten dendritischen Verzweigungen, deren Richtung nach dorso- lateral zeigt (Abb. 95).

Die Anfärbungen auf der kontralateralen Seite sind von denen auf der ipsilateralen Seite, abgesehen von ihren schwächeren Anfärbungen und geringerer Anzahl, nicht verschieden.

Das Tegmentum isthmi, das bei den Caudata sehr groß ist (Herrick 1948), zeigt nur an einer Stelle Anfärbungen, die bei fast allen Injektionen auftraten. Sie liegen medio - rostral des Lobulus lateralis cerebelli und rostro -dorsal des Tegmentum trigemini (Abb. 83f,84i,85i). Der Nucleus visceralis secundarius und der übrige Teil des Tegmentum isthmi bleiben ohne Anfärbungen. Die Abgrenzung des Nucleus isthmi und die Beschreibung seiner topischen Anfärbungen ist schwierig, da kaum grobanatomische Grenzen bei den Caudata festzustellen sind. Am informativsten für die Lage des Nucleus sind Sagitalschnitte (Abb. 99,100), die die Zellgruppe als rostral des Nucleus Corpus Cerebelli und rostro -dorsal des Tegmentum trigemini zeigen. Seine topischen Anfärbungen sind dabei aber nicht zu erkennen. Diese lassen sich jedoch in Querschnitten eindeutig feststellen (Abb. 88,97,98). Die Anfärbungen des caudalen Quadranten liegen am weitesten dorsal in einem durch eine Einbuchtung vom übrigen Teil des Nucleus isthmi getrennten Gebiet. Die Anfärbungen aus dem rostralen Quadranten liegen am weitesten ventral und weit lateral. Die Anfärbungen aus dem lateralen und medialen Quadranten befinden sich zwischen den Anfärbungen aus dem rostralen und caudalen Quadranten. Ihre Trennung ist unvollständig, und Überlagerungen sind in weiten Bereichen vorhanden. Die Anfärbungen des medialen Quadranten liegen mehr ventro -medial und die des lateralen Quadranten mehr dorso -lateral. Auch Rekonstruktionen in der Horizontalansicht und der Lateralansicht zeigen nur eine unvollständige Trennung des lateralen und medialen Quadranten. Deutlich ist dagegen die Trennung des rostralen und caudalen Quadranten (Abb. 86,87). Topie ist in dorso -ventraler und latero- medialer Richtung nachzuweisen, konnte aber in rostro- caudaler Richtung nicht gezeigt werden.

Anfärbungen im Nucleus isthmi auf der kontralateralen Seite, sind im Gegensatz zu ipsilateral nur vereinzelt bei großen

Injektionen zu identifizieren.

3.4.2.4. Medulla oblongata

In der Medulla oblongata können zwei angefärbte Zellgruppen nachgewiesen werden. Beide waren nur bei großen Injektionen, vor allem aus dem caudalen Bereich des T0 zu identifizieren. Ihre Anzahl war stark erhöht bei Injektionen, die das dorsale Tegmentum erfaßten. Die erste, die ausschließlich kontralateral angefärbt wird, liegt im sensorischen Gebiet der Medulla in der Area octavo -lateralis. Sie befindet sich auf Höhe des Nervus abducens mit Faserversorgung aus dem Traktus tecto -bulbaris rectus über die ventrale Commissur der Medulla oblongata. Diese Zellgruppe wird aus großen Zellen mit weiten dendritischen Verzweigungen gebildet (Abb. 102).

Die zweite Zellgruppe ist bilateral in der Formatio reticularis des Tegmentum trigemini angefärbt. Die Neurone zeigen keine klare Abgrenzung in latero- medialer Richtung und sind ab der lateralen Formatio reticularis bis nahe zur Medianlinie zu finden. Die Anzahl der Neurone ist ipsilateral größer als kontralateral. Bei den angefärbten Neuronen handelt es sich um große Zellen (22- 24µm) mit kurzen apikalen Schäften und weiten dendritischen Verzweigungen.

Tabelle 4

T0 -Afferenzen

Injektion FR aol NI dTegi dTegk TOi TOk PTi PTK dTh vTh Amg

Kleine Injektionen

r ₁	-	-	+-	+	+-	+	+-	+	+-	+-	+	-
c ₁	-	-	+	+	+-	+	+-	-	-	-	-	-
m ₁	-	-	+	+-	-	+	+	-	-	-	-	-
l ₁	-	-	+	+	+-	+	+-	-	-	-	+-	-

Große Injektionen

r ₂	+-	+-	++	++	+	++	+	++	+	+	++	+-
c ₂	+-	+-	++	++	+	++	+	-	-	-	-	-
m ₂	+-	+-	++	+	+-	++	+	+-	-	-	+-	-
l ₂	+-	+-	++	++	+	++	+	+-	-	-	+	-

Nicht auf das T0 begrenzte Injektionen

Teg r	++	++	++	++	++	++	+	++	+	++	++	+
Teg c	++	++	++	++	++	++	+	+	+-	-	+	+-

Alle Abkürzungen befinden sich in der Abkürzungsliste am Ende der Arbeit.

- bedeutet nicht nachgewiesen, +- bedeutet nicht in jedem Versuch nachgewiesen, + bedeutet in jedem Versuch nachgewiesen, ++ bedeutet in jedem Versuch massiv angefärbt.

3.4.3. Efferente Verschaltungen

Fasern verlassen das T0 auf vier Wegen. Ein Teil zieht rostral, ein Teil zieht ventro-caudal, ein kleiner Teil kreuzt über die Commissura tecti mesencephali und ganz wenige Fasern ziehen ventro-rostral.

Die wenigen ventro-rostralen Fasern ziehen aus dem T0 direkt in das Telencephalon. Einige können klar im Faszikulus lateralis telencephali in die Amygdala -Striatum Region verfolgt werden. Sie sind nur bei großen Injektionen im rostralen T0 nachzuweisen.

In rostraler Richtung verlassen die Fasern das T0 auf zwei

Haupttrakten. Einer der nach rostral das TO verlassenden Trakte ist der marginale optische Trakt, der retrograd gefüllt wird und über den Thalamus zum Chiasma zieht. Dort treten die Fasern im kontralateralen optischen Nerv aus. Nur wenige angefärbte Fasern sind im ipsilateralen optischen Trakt nachzuweisen (Abb. 83a,84c,d,85c). Bei einigen Stichproben im kontralateralen Auge konnten Neurone in den entsprechenden Retinaquadranten nachgewiesen werden.

Der andere nach rostral ziehende Trakt ist der Tractus tecto-thalamicus rectus und cruciatus. Er beinhaltet afferente und efferente Fasern, mit Neuronen im Praetectum und im ipsilateralen Thalamus. Er verläuft caudo-medial des marginalen optischen Trakt. In ihrem weiteren Verlauf kreuzt die Masse der Fasern in der Commissura postoptica. Von da ab ziehen sie als Tractus tecto thalamicus cruciatus wieder nach dorso-caudal über den Thalamus zum TO (Abb. 84d-g,85d). Dort ziehen sie unterhalb der retinofugalen Fasern weit in das TO. Auf der ipsi- und kontralateralen Seite werden nur wenige kollaterale Fasern zu den thalamischen Kerngebieten nachgewiesen.

Der kleinste rostral ziehende Trakt kreuzt in der Commissura posterior, mit Afferenzen im Praetectum und abführenden Fasern in Richtung des Pedunkel.

Auch bei den Fasern in ventro-caudaler Richtung erfolgt eine Aufspaltung. Ein immer gut angefärbter Trakt ist der schon erwähnte Tractus tecto bulbaris cruciatus. Er wird aus Fasern des TO und des dorsalen Tegmentum gebildet und kreuzt in der Commissura tuberkuli (Abb. 95). Von dort verläuft er rostro-ventral der Lemniscus-Fasern nach caudal in die Medulla oblongata. Hier zieht er entlang der Medianlinie mit einigen in die Formatio reticularis aufsteigenden Fasern und Neuronen (Abb. 101). Die letzten angefärbten Fasern des Tractus tecto-bulbaris cruciatus enden auf der Höhe des Nervus Hypoglossus.

Ein anderer gut angefärbter Trakt ist der Tractus tecto-bulbaris rectus. Entsprechend seinem Namen bleibt er ungekreuzt auf der ipsilateralen Seite. Er verläuft zwischen den

Fasern des Traktus tecto -bulbaris cruciatus und des Lemniscus nach caudal in die Medulla oblongata. Dort zieht er latero -ventral bis in die Obex Region mit Kollateralen und Neuronen in der Formatio reticularis. Seine Anfärbungen sind immer schwächer als die des Traktus tecto -bulbaris cruciatus und ziehen nicht so weit nach caudal. Ein Teil der Fasern im Traktus tecto -bulbaris rectus kreuzt in der ventralen Commissur zur kontralateralen Seite zurück mit angefärbten Neuronen in der Area octavo lateralis.

Nur wenige Fasern sind bei großen Injektionen im Lemniscus System angefärbt. Ihre Anzahl steigt sprunghaft an bei Injektionen, die Teile des dorsalen Tegmentum erfassen. Sie verlaufen lateral in der Medulla oblongata über den Calamus Scriptorius in die Medulla spinalis, wo sie nicht weiter verfolgt wurden.

Aus allen Teilen des T0 ziehen Fasern zum Nucleus isthmi. Von dort sind nur wenige abführende Fasern zu erkennen. Diese ziehen in den Traktus tecto -bulbaris rectus oder über die Commissura tuberculi in das kontralaterale T0. Ansonsten zeigen die Neurone des Nucleus isthmi massive dendritische Verzweigungen. Sie liegen rostral des Nucleus isthmi mit mehreren dichten Terminalfeldern. Eine genauere Zuordnung dieser Terminalfelder zu bestimmten Quadranten oder zu bestimmten Neurontypen ist bisher nicht möglich.

Andere Fasern, von großem Durchmesser, gehören zum Nervus trigeminus mit bilateralen Anfärbungen in den austretenden Nerven. Ein Teil der Fasern kreuzt in der Commissura tectum mesencephali und zieht von dort nahe dem Lemniscus System zum Austritt des Nerven. Andere Fasern kreuzen in der Commissura cerebelli, und ein großer Teil bleibt auf der ipsilateralen Seite mit einem Verlauf nahe zum Traktus tecto -bulbaris rectus.

Die Faserverbindung über die Commissura tecti mesencephali zeigt immer Anfärbungen, dennoch sind nur wenige Neurone auf der kontralateralen Seite nachzuweisen. Neben den Fasern zu den kontralateralen T0 Neuronen ziehen Fasern zum dorsalen Tegmentum oder zum Nervus trigeminus.

Tabelle 5

T0 -Efferenzen

Injektion	TBc	TBr	Lm	V	NNI	CTO	CP	CPO	LFB

Kleine Injektionen									
r ₁	+-	+-	-	-	-	+-	+-	+	-
c ₁	+	+	-	+-	+-	+-	-	-	-
m ₁	+-	+-	-	-	-	+	-	+-	-
l ₁	+	+	-	-	+-	-	-	+-	-
Große Injektionen									
r ₂	++	+	+-	+-	+	+	+	++	+-
c ₂	++	+	+-	+	+	+	-	+-	-
m ₂	++	+	+-	+	+	+	+-	+	-
l ₂	++	+	+-	+-	+	+-	+-	+	-
Nicht auf das T0 begrenzte Injektionen									
Teg r	++	++	+	+	++	+	++	++	+
Teg c	++	++	+	++	++	+	+-	+	+-

Alle Abkürzungen befinden sich in der Abkürzungsliste am Ende der Arbeit.

- bedeutet nicht nachgewiesen, +- bedeutet nicht in jedem Versuch nachgewiesen, + bedeutet in jedem Versuch nachgewiesen, ++ bedeutet in jedem Versuch massiv angefärbt.

3.4.4. Besonderheiten der Verschaltung bei B. subpalmata

Alle Nuclei und Fasertrakte, die bei S. salamandra nachgewiesen wurden, sind auch bei B. subpalmata angefärbt. Nur wenige Besonderheiten wurden festgestellt.

Ein für alle Nuclei gleicher Unterschied ist die Größe der Neuronen und ihre dendritischen Verzweigungen. Die Neurone sind 2- 3µm größer und ihre dendritischen Verzweigungen breiter. Sehr deutlich ist dies bei den Neuronen im dorsalen Tegmentum, die ohne eine dorso -laterale Vorzugsrichtung

sehr weit verzweigen (Abb. 96).

Der Nucleus isthmi ist von der Lage und Gestalt sehr verschieden von dem bei *S. salamandra*. Durch die Verschiebung der Medulla oblongata nach rostral unter das Mesencephalon verändert sich die Lage des Tegmentum isthmi und des Cerebellum. Der Nucleus isthmi liegt in einer Rinne zwischen Cerebellum und Tegmentum. Die gefundenen Anfärbungen treten aus allen Injektionsorten auf. Die topischen Anfärbungen lassen sich wegen der veränderten Lage nur schwer gegeneinander abgrenzen (Abb. 86, 87, 88, 103).

Fasern, die in den ipsilateralen Nervus Opticus ziehen, sind häufiger angefärbt.

4. Diskussion

4.1. Retina Projektionen bei Plethodontidae

4.1.1. Chiasma opticum und Fasertrakte

Das Chiasma opticum nimmt, trotz seiner Bedeutung als Sortierstelle der optischen Fasern, bei Betrachtungen der retinofugalen Projektionen nur geringen Raum ein. Dies ist nicht verwunderlich, da die verwirrende und schwer zu verfolgende Menge an kreuzenden und drehenden Faszikeln kein lohnendes Objekt darstellt. Die Organisation des Chiasma opticum bei Amphibien als Durchkreuzung beider optischer Nerven (Frittsch 1980, Levine 1980) ist bei den meisten Klassen der Vertebraten ähnlich. Sich nicht durchkreuzende optische Nerven findet man dagegen bei Teleosteen (Ekström 1983). Die Unterschiede der einzelnen Faserverläufe im Chiasma zwischen Salamandridae (Frittsch 1980), Ambystomati-
dae (Herrick 1948) und Plethodontidae sind nicht größer als innerhalb der Plethodontidae. Wenn Frittsch (1980) einen deutlichen Loop der Opticus Fasern um den Nucleus prae-opticus beschreibt, so ist dies bei den Plethodontini ähnlich, bei den Bolitoglossini kaum zu sehen. Die Unterschiede zu den Anuren (Steedman et al. 1979, Levine 1980) sind gering. Die Beschreibung der im Chiasma kreuzenden Fasern bei *Xenopus laevis* von Levine (1980) wäre selbst bei einer Abschrift für Plethodontiden noch richtig.

Einige Unterschiede findet man bei den ab dem Chiasma beschriebenen Trakten, wobei die prinzipielle Organisation der Trakte aber bemerkenswert ähnlich innerhalb der Vertebraten dargestellt wird. Der basale optische Trakt, der ab der Mitte des Chiasma getrennt sichtbar ist, verläuft in einem breiten Band, das sich vor dem basalen optischen Neuropil verschmälert. Dies gilt für alle beschriebenen Caudata - (Frittsch 1980), Salamandridae, (Caldwell und Berman 1977) *Necturus* und *Ambystoma* (Guillery und Updyke 1976), sowie Anura (Levine 1980, Scalia und Colman 1974) und Reptilia

(Bass und Northcutt 1981a,b, Knapp und Kang 1968b). Auch bei Mammalia (Frost et al. 1979, Laemle 1968) ist der Verlauf des basalen optischen Traktes (anteriorer accessorischer optischer Trakt) noch vergleichbar. Bei Agnatha und Pisces dagegen werden zwar ebenfalls Projektionen in diese Region beschrieben, - Cyclostomata (Kosareva 1980), Chondrichthyes (Northcutt 1979), Chondrostei (Reperant et al. 1981), Teleostei (Fernald 1982)-, doch ist die Homologisierung dieser Projektionen mit einem basalen optischen Trakt innerhalb der einzelnen Autoren umstritten. Das allgemein späte Abzweigen dieser Fasern auf Höhe des ventralen und dorsalen Thalamus spricht mehr für eine Homologie mit dem posterioren accessorischen optischen Trakt bei Mammalia, der auf der Höhe des Geniculatum abzweigt (Frost et al. 1979). Ein Vorläufer des posterioren accessorischen optischen Traktes findet sich bei Plethodontiden und anderen Amphibien in Form der im gesamten Verlauf des marginalen optischen Traktes abzweigenden Fasern zum basalen optischen Neuropil - (Frittsch 1980) Salamandridae, (Montgomery et al. 1981) Rana, (Levine 1980) Xenopus. Bei den Dipnoi (Northcutt 1977,1980) werden beide Trakte beschrieben, allerdings je einer bei den verschiedenen Species. Bei dem Südamerikanischen Lungenfisch Lepidosiren wird ein basaler optischer Trakt entsprechend zu den Landvertebraten beschrieben, bei dem Australischen Lungenfisch Neoceratus ein dem Faserverlauf bei wasserlebenden Vertebraten entsprechender Trakt. Die vermittelnde Stellung und phylogentische Bedeutung der Lungenfische wird hier deutlich. Amphibien als nächster Abzweig in der Evolution zeigen zumindest Vorläufer der beiden accessorischen optischen Trakte der Mammalia.

Fasern, die über das basale optische Neuropil weiter caudal ziehen, können wie bei Steedman et al. (1979) nachgewiesen werden, doch enden diese alle noch vor der Medulla oblongata im Bereich des Tegmentum isthmi.

Große Konfusion besteht bei Projektionen im hypothalamischen und praeoptischen Bereich. Von Herrick (1925) und Frittsch (1980) werden Projektionen in diese Bereiche beschrieben,

von Gruberg (1972) und Guillery und Updyke (1976) aber nicht gefunden. Projektionen bei Plethodontidae sind auf zwei Arten ausgebildet. Entsprechend Fritzsich (1980) und Levine (1980) sind es Fasern, die in einer Haarnadelkurve durch diese Gebiete ziehen, wobei Verschaltungen über En passant - Synapsen möglich wären (Silver und Brand 1979). Zum anderen gibt es Fasern, die direkt in diese Gebiete ziehen und dort terminieren (Herrick 1925).

Über den Verlauf der kontralateralen Trakte im Thalamus herrscht bei Caudata ebenfalls keine Konformität der Beschreibungen (Fritzsich 1980). Jackway und Riss (1972) sowie Gruberg (1972) beschreiben einen Trakt bei Ambystoma, Guillery und Updyke (1976), Caldwell und Berman (1977) beschreiben zwei bei Ambystoma bzw. bei Necturus, und Fritzsich (1980) beschreibt drei bei den Salamandridae. Zusätzliche Verwirrung wird gestiftet, wenn z.B. in einem Artikel von Fritzsich und Himstedt (1980) von zwei Trakten und in der späteren Arbeit von Fritzsich (1980) von drei Trakten gesprochen wird, wobei die Nomenklatur nicht voll übertragbar ist. Die Verwirrung entsteht durch den von Fritzsich neu beschriebenen medialen optischen Trakt, der auch bei den Plethodontiden vorhanden ist. Ein axialer optischer Trakt, der bei Herrick (1948), Caldwell und Bermann (1977) sowie Fritzsich (1980) bei Caudata und von Levine (1980) bei Anura beschrieben wird, ist bei Plethodontidae ebenfalls vorhanden, wird von mir aber nicht als separater Trakt beschrieben. Beschreibt Levine (1980) einen separaten axialen optischen Trakt, so spricht er auch von vielen axialen Fasern, die im anterioren Thalamus mit dem marginalen optischen Trakt verschmelzen. Dieses kontinuierliche Verschmelzen der axialen Fasern mit dem marginalen optischen Trakt, zusammen mit den großen Variationen der axial verlaufenden Faszikel bei den verschiedenen Plethodontiden, lassen die Beschreibung eines separaten axialen optischen Traktes nicht zu. Steedman et al. (1979) beschreiben ebenfalls keinen separaten axialen optischen Trakt trotz großer Menge an axialen Faszikeln. Kurz zusammenfassend kann man

sagen, daß bei Salamandridae, sowie Plethodontidae ein bei anderen Autoren nicht beschriebener medialer optischer Trakt existiert. Der von vielen Autoren beschriebene axiale optische Trakt kann bei Plethodontiden nicht als separater Trakt angesehen werden. Eine ähnliche Beschreibung der Fasertrakte findet sich auch bei Teleosteen (Ekström 1982), bei denen zwei vergleichbare Trakte beschrieben werden. Eine Homologisierung des medialen optischen Traktes mit dem zum Corpus geniculatum ziehenden Trakt bei Mammalia (Rodiek 1979) ist spekulativ. Seine Existenz wurde allerdings schon von Ebbesson (1972) gefordert.

Im weiteren Verlauf trennt sich der marginale optische Trakt in zwei Brachia, die das TO einrahmen. Bei Caudata und Anura (Levine 1980) erfolgt diese Aufspaltung im praetectalen Bereich, bei Fischen dagegen schon weiter rostral (Ekström 1982, Reperant et al. 1981, Ebbesson 1968) was mit zu einer stärkeren Faszikulierung im praetectalen Bereich beiträgt. Die Aufspaltung der ipsilateralen Trakte im Chiasma opticum ist im Vergleich zu den kontralateralen Trakten verschieden. Die direkt reflektierten Fasern des medialen optischen Traktes werden auch von Levine (1980) beschrieben, allerdings nicht als separater Trakt. Axiale Anteile im marginalen optischen Trakt werden von Levine verneint, von Guillery und Updyke (1976) und Caldwell und Berman (1977) aber beschrieben.

Im anterioren, vor allem aber im posterioren Thalamus zeigen einige Plethodontiden starke Faszikulierungen, die von anderen Autoren nicht erwähnt werden. Auf eine Beschreibung als separate Trakte wurde hier verzichtet, da diese Faszikulierungen bei den verschiedenen Species stark variieren und eine vermutete Existenz kontralateral nicht nachzuweisen ist. Die Ausbildung dieser Faszikel, die immer über Projektionsgebiete ziehen, führt zu zwei Vermutungen. Zum einen könnten zumindest ipsilateral die optischen Fasern im Thalamus die Terminalfelder über Kollaterale aufspannen (Stelzner et al. 1981), wodurch alle Informationen, die das TO erhält, auch im Thalamus vorhanden wären. Zum anderen könnte die

Faszikulierung einen Effekt der Nachbarschaftsfolge von Axonen beim Einwachsen darstellen (Bodick und Levinthal 1980).

4.1.2. Kontralaterale Projektionsgebiete im anterioren Thalamus

Der Thalamus wird bei Anamniern in weit höherem Maße von optischen Fasern innerviert und in diverse optische Projektionsgebiete gegliedert als früher vermutet wurde (Northcutt 1978). Bei Caudata, ebenso bei Dipnoi, sind kaum ausgelagerte Neurone zu beobachten. Die optischen Fasern terminieren im Neuropil, nie in bestimmten Nuclei. Eine Homologisierung der Neuropile bei Caudata und Dipnoi, die keine grobanatomischen Abgrenzungen aufweisen, mit Projektionsgebieten bei anderen Vertebraten muß mit großer Vorsicht erfolgen (Northcutt 1977).

Wie bei Fritzsches (1980) konnten drei Terminalfelder auf Höhe des Sulcus medialis thalami abgegrenzt werden. Bei anderen Autoren werden ein (Herrick 1948) oder zwei (Jackway und Riss 1972, Guillery und Updyke 1976) Projektionsgebiete für Caudata beschrieben. Bei Anura sind es ebenfalls zwei Projektionsgebiete (Lázár 1978, Levine 1980). Wie bei Fritzsches (1980) entspricht auf Grund der Beschreibungen das Neuropil Bellonci pars lateralis dem Neuropil Bellonci anderer Autoren. Ein Neuropil Bellonci pars medialis kommt als neu abgegrenztes Gebiet hinzu. Das Corpus Geniculatum Thalicum ist bei einigen Species ohne klare Grenzen und stark von Fasern überlagert, entsprechend den Beschreibungen bei anderen Amphibien (Steedman et al. 1979, Levine 1980). Bei einem Vergleich der Projektionen im Neuropil Bellonci pars medialis zwischen Salamandridae (Fritzsches 1980) und Plethodontidae scheint das Projektionsgebiet vor allem bei der Gruppe der Bolitoglossini etwas vergrößert und stärker direkt über den medialen optischen Trakt innerviert. Da auch das Neuropil Bellonci pars lateralis relativ größer ist, verschiebt sich das Größenverhältnis der thalamischen Projektionsgebiete bei den Plethodontidae etwas zu Gunsten der

Neuropile Bellonci.

Ein viertes Projektionsgebiet in diesem Bereich, das allerdings nur bei einigen Species der Plethodontiden abzugrenzen ist, wird bei anderen Caudata nicht beschrieben. Es entspricht von der Lage der Beschreibung von Anfärbungen am rostralen Ende des posterioren entopedunkularen Nucleus bei *Xenopus* und *Rana* (Levine 1980).

Bei *Lampetra*, einer der früh abgespaltenen Vertebratenklassen, wird nur ein Projektionsgebiet im anterioren Thalamus beschrieben (Kennedy und Robinson 1977, Kosareva 1980), das vielleicht einem Neuropil Bellonci pars lateralis entspricht, wobei ein diffuses Corpus Geniculatum Thalicum im marginalen optischen Trakt liegen könnte. Auch bei *Myxine* werden Projektionen in den ventralen Thalamus beschrieben (Kusunoki und Amemiya 1983). Bei Knorpelfischen werden die Projektionen im anterioren Thalamus unterschiedlich beschrieben (Northcutt und Wathey 1980, Meyer und Ebbesson 1981, Prasad Rao und Sharma 1982, Luiten 1981b). Die Ergebnisse von Luiten mit drei Projektionsgebieten entsprechen in etwa den Verhältnissen bei Plethodontiden. Bei Chondrostei (Reperant et al. 1981, 1982b, Northcutt und Butler 1976) und Teleostei (Fernald 1982, Ekström 1982, Ebbesson 1968) werden 1-5 Terminalgebiete beschrieben. Projektionsgebiete, die über einen medial verlaufenden Trakt versorgt werden, sowie oft noch untergliederte Projektionsgebiete im Bereich des Corpus Geniculatum Thalicum sind vergleichbar.

Bei Dipnoi werden 4 Projektionsgebiete (Northcutt 1977, 1980) beschrieben. Sein T1 könnte auf Grund der Lage und der zungenförmig zum ventralen Thalamus absteigenden Fasern einem Neuropil Bellonci pars medialis entsprechen. T2 entspricht von der Lage einem Neuropil Bellonci pars lateralis und T3 einem Corpus Geniculatum Thalicum. Das vierte Projektionsgebiet liegt in der terminalfreien Zone des lateralen Neuropils und hat scheinbar keine Entsprechung bei Plethodontiden.

Bei den Sauropsidae (Bass und Northcutt 1981a,b, Knapp und Kang 1968a,b) werden 3-6 Projektionsgebiete beschrieben, die

schwer zu vergleichen sind. Bei Mammalia - (Laemle 1968) Tupaia Glis, (Frost et al. 1979) Hamster, (Sanderson et al. 1982) Opposum und (Rodiek 1979 als Zusammenfassung) - könnte das Neuropil Bellonci pars lateralis mit dem Geniculatum laterale pars dorsalis, das Neuropil Bellonci pars medialis mit dem medialen interlaminaren Nucleus und das Corpus Geniculatum Thalicum mit dem Geniculatum laterale pars ventralis verglichen werden.

4.1.3. Kontralaterale Projektionsgebiete im posterioren Thalamus

Im posterioren Thalamus zieht der mediale optische Trakt wie bei den Salamandriden zum Uncinate Field (Fritzsch 1980, Fritzsch und Himstedt 1980). Das Uncinate Field scheint homolog dem thalamo -praetectalen Gebiet von Levine (1980) bei Xenopus und von Scalia (1976) bei Rana. Levine diskutiert die Versorgung des Uncinate Field durch einen separaten Trakt, den axialen optischen Trakt. Da der axiale optische Trakt auch seinen eigenen Beschreibungen nach sich z.T. mit dem marginalen optischen Trakt vereint, scheint ein separater das Uncinate Field versorgender medialer optischer Trakt auch bei Xenopus möglich.

Bei allen Fischen wird eine direkt neben der Commissura posterior gelegene Projektion beschrieben -(Prasado Rao und Sharma 1982, Smeets 1981a) Chondrichthyes, (Reperant et al. 1981) Chondrostei, (Northcutt und Butler 1976) Holostei, (Ekström 1982) Teleostei-, die einem Uncinate Field entspricht.

Ein zweites Projektionsgebiet, das posteriore thalamische Neuropil, ist bei allen Amphibien beschrieben. Wie bei Salamandriden (Fritzsch 1980) ist das posteriore thalamische Neuropil nicht einheitlich angefärbt, sondern durch mehrere dichtere Anfärbungen untergliedert. Der Trend zu mehreren Projektionsgebieten im Praetectum ist bei B. subpalmata mit fünf Projektionsgebieten auf der ipsilateralen Seite sehr deutlich.

Bei Cyclostomata (Kosareva 1980, Vesselkin et al. 1980) wird

nur ein Projektionsgebiet beschrieben, das in etwa dem posterioren thalamischen Neuropil entspricht. Dem posterioren thalamischen Neuropil vergleichbare Anfärbungen sind bei den Fischen in viele Projektionen untergliedert, die bislang zu den Projektionen, z.B. bei *B. subpalmata*, nicht homologisiert werden können. Bei Dipnoern beschreibt Northcutt (1977, 1980) zwei Projektionsgebiete, die den Befunden bei Amphibien in etwa entsprechen.

Bei Sauropsiden existiert eine Vielzahl von Projektionsgebieten, die kaum zu vergleichen sind. Auch bei Mammaliern wird eine große variierende Anzahl von Projektionsgebieten beschrieben. Es existiert immer ein Pulvinar Komplex, der dem Uncinate Field homolog sein könnte, sowie mehrere Nuclei im Olivären Komplex, die dem posterioren thalamischen Neuropil homolog sein könnten - (Sanderson et al. 1982) *Opposum*, (Laemle 1968) *Tupaia glis*, (Frost et al. 1979) *Rodontia*, (Itaya und van Hoesen 1982) Affe.

Bei allen Vertebratenklassen werden, mit Ausnahme der Cyclostomata, Projektionsgebiete beschrieben, die von zwei verschiedenen Trakten versorgt werden. Ihnen sind zwei Neuropilgebiete, Neuropilkomplexe, Nuclei oder Nucleus Komplexe zugeordnet.

4.1.4. Projektionen zum Tectum opticum

Mit Ausnahme der Situation bei den Mammalia ist das Hauptziel der Retina -Axone das TO. Neben den Lungenfischen (Northcutt 1977, 1980) besitzen die Caudata den einfachsten grobanatomischen Aufbau des TO mit einem periventrikulärem Grau und einem ungeschichteten Neuropil mit nur einzelnen ausgelagerten Neuronen. Die Unterschiede der Projektionen zu den Salamandriden (Frittsch 1980) sind geringer als innerhalb der einzelnen Species der Plethodontiden. Die Lamellierung der TO Projektion von Plethodontiden und Salamandriden zeigt allerdings eine höhere Entwicklung als bisher für Caudata angenommen wurde. Am axialen Rand an der Grenze zu Schicht 4 der optischen Projektion treten bei manchen Species verstärkte Auslagerungen von Neuronen auf, was auf eine

schwache Lamellierung des T0 auch bei Caudata hinweist.

4.1.5. Projektionen zum basalen optischen Neuropil

Die Lage und Anfärbung eines basalen optischen Neuropil ist bei allen Urodelen und Anuren gleich. Das bei Chiropterotriton ventral gelegene Projektionsgebiet stellt dabei keine prinzipielle Veränderung dar, sondern ist eine grobanatomische Verschiebung, die auch bei einigen anderen Species als Trend angedeutet ist.

Ein basales optisches Neuropil wird beim Australischen Lungenfisch *Neoceratus* (Northcutt 1980) sowie auch bei Sauropsiden beschrieben (Knapp und Kang 1968a,b) und ist wohl homolog dem medialen terminalen Nucleus bei Mammaliern (Sanderson et al. 1982, Yamadori und Yamauchi 1983, Itaya und van Hoesen 1983). Die Projektionen des Afrikanischen Lungenfisches (Northcutt 1977) sowie aller anderen Fische liegen zentral im Tegmentum -Bereich und werden aus der thalamo -praetectalen Region versorgt. Diese Anfärbungen sind nicht einem basalen optischen Neuropil homolog, vielleicht aber den lateralen und dorsalen terminalen Nuclei bei Mammalia.

Der getrennte Verlauf des basalen optischen Traktes ab dem Chiasma und die mit Ableitungen gefundenen Ergebnisse mit optomotorischen, richtungssensitiven Großfeldneuronen, implizieren eine spezifische Retina -Ganglienzellklasse (Manteuffel 1979). Ein neuroanatomisches Äquivalent könnte in den Ergebnissen von Montgomery et al. (1981) beschrieben sein. In Bezug auf die Lage der Neurone und die Beschreibung der dendritischen Verzweigungen ist bei diesen Ergebnissen aber nur in Ansätzen eine Eingrenzung auf bestimmte Klassen zu erkennen.

4.1.6. Ipsilaterale Projektionen

Ipsilaterale Projektionen sind eine Gemeinsamkeit aller Vertebraten Klassen. Ihre Quantität und die Ausbildung der Projektionen sind allerdings sehr unterschiedlich. Auch bei den Plethodontidae sind auf der ipsilateralen Seite die

größten Unterschiede zu erkennen, was im Gegensatz zu den Projektionen auf der kontralateralen Seite steht, die nur in wenigen Details variiert.

Ein gut ausgebildeter medialer optischer Trakt ist den Plethodontidae und Salamandridae (Frittsch 1980) gemeinsam. Die Menge und Ausbildung der ipsilateralen Projektion ist bei Salamandridae und den Species der Plethodontini Gruppe zu vergleichen. Bei anderen Autoren (Jackway und Riss 1972, Caldwell und Berman 1977, Ingham und Güldner 1980) werden ebenfalls ipsilaterale Projektionen bei Caudata beschrieben, die jedoch nicht mit bestimmten Projektionsgebieten im Thalamus korreliert werden. Der Anteil an axialen Fasern ist bei allen Caudata gering, bei Chondrichthyes dagegen verstärkt (Jen et al 1983a).

Die stärksten ipsilateralen Anfärbungen finden sich auch bei anderen Vertebraten in den Neuropilen Bellonci sowie dem Uncinate Field, - Cyclostomata (Kennedy und Robinson 1977), Chondrichthyes (Prasado Rao und Sharma 1982, Jen et al. 1983a), Chondrostei (Northcutt und Butler 1976, Reperant et al. 1981), Anura (Lazar 1978, Levine 1980), Reptilia (Bass und Northcutt 1981a,b). Das Problem eines separaten optischen Trakt zum Uncinate Field bei Anuren, das schon bei den Projektionen auf der kontralateralen Seite erwähnt wurde, wird bei ipsilateralen Projektionen noch deutlicher (Levine 1980). Ein Fehlen von axialen Fasern macht eine Innervierung des Uncinate Filed durch einen axialen optischen Trakt unmöglich, es sei denn, die Innervierung erfolgte ipsi- und kontralateral durch zwei verschiedene Trakte. Die bei einigen Species der Bolitoglossini Gruppe nachgewiesenen, verstärkt aufgetretenen axialen Anteile führen zu verstärkten Anfärbungen des Corpus Geniculatum Thalamicum.

Im Hinblick auf den Differenzierungsgrad zeigen die Plethodontidae auf der ipsilateralen Seite eine große Zahl an retinofugalen Projektionsgebieten. Auf die Beschreibung als neue Projektionsgebiete mit eigenen Namen wurde dabei verzichtet, da ihre Abgrenzung kontralateral nicht möglich war.

Bei dem Beispiel *B. subpalmata* kommt man auf 10 Projektionsgebiete im Thalamus. Von der Anzahl der Projektionsgebiete ist damit ein Differenzierungsgrad entsprechend dem bei Teleosteen und Sauropsiden erreicht.

Obwohl viel differenzierter als kontralateral, liegen die thalamischen Anfärbungen auf der ipsilateralen Seite fast spiegelbildlich. Eine Schichtung von kontra- und ipsilateraler Projektion wie bei Mammalia (Hubel et al. 1975, Hajdu et al. 1982) ist nicht nachzuweisen. Die spiegelbildliche Lage der thalamischen Projektionen gilt nicht für die T0 Projektion, die auf einzelne Schichten der optischen Projektion beschränkt ist - Cyclostomata (Kosareva 1980), Holostea (Northcutt und Butler 1976), Urodela (Fritzsche 1980), Anura (Levine 1980), Reptilia (Bass und Northcutt 1981a,b), Aves (Takasuji et al. 1983), Mammalia (Hubel 1975, Hubel et al. 1975). Dieses bei allen Vertebraten gleiche Prinzip variiert in Stärke, Größe und Bänderung. Auch bei den verschiedenen Species der Plethodontidae findet man große Unterschiede in der Anfärbung mit zweischichtigen Projektionen im rostralen T0 oder einschichtigen Projektionen im gesamten Bereich des T0. Eine sich über das gesamte T0 erstreckende Projektion ist bei keinen anderen Vertebraten außer Mammaliern beschrieben. Auch bei niederen Säugetieren sind die retinofugalen Projektionen auf den rostralen Bereich des Colliculus superior beschränkt - *Tupaia glis* (Laemle 1968, Hubel 1975), Rodentia (Jen et al 1983b, Compoint-Monmignaut 1983, Yamadori und Yamauchi 1981), Opossum (Sanderson et al. 1982). Erst höhere Säugetiere zeigen eine viel massivere Projektion, die sich auf den gesamten Bereich des Colliculus superior erstreckt und gebändert ist - Katze (Graybiel 1975), Affe (Hubel et al. 1975).

Ipsilaterale Projektionen zum Mesencephalon sind keine Neuerung der Mammalia, sondern sind schon früh in der Evolution bei Cyclostomata (Kosareva 1980) vorhanden. Die Neuerung der Mammalia ist eine massive geschichtete Projektion im Geniculatum Bereich, was mit der massiven Umschaltung der optischen Fasern zum Cortex zusammenhängt. Andere ebenfalls

spät evoluierte Vertebraten Klassen wie Telosteer und Vögel zeigen weniger ipsilaterale Projektionen als ihre primitiven "Vorgänger".

Die Ausbildung ipsilateraler Projektionen ist kein kontinuierlich zunehmender Prozeß, weder in der Phylogenie noch in der Ontogenie. Wie primitive Vertebraten Vertreter - Cyclostomata, Dipnoi und Caudata - schon ausgeprägte ipsilaterale Projektionen zeigen, so sind auch ontogenetisch zu frühen Stadien oft stärkere ipsilaterale Fasern vorhanden als zu späteren Zeiten (Rettig et al. 1981, Land und Lund 1980). Bei manchen Vertebraten Klassen werden diese Projektionen verstärkt, - Mammalia, Plethodontidae - bei anderen reduziert, - Teleostier, Vögel. Die Spekulation von Ebbesson (1984 in Vorbereitung), daß die ipsilateralen Projektionen die ursprünglichen sind und die kontralateralen Projektionen die abgeleiteten, kann als interessant betrachtet werden, ist aber kaum abzusichern.

Im Zusammenhang mit der Ausbildung von ipsilateralen Projektionen wurde von Lázár (1971) die Frontalität der Augen angeführt. Diese Hypothese, die durch Untersuchungen der retinotopen Projektionen bei Fröschen fundiert wird, läßt sich auf die Unterschiede der ipsilateralen Projektionen bei Plethodontidae übertragen. (Tab. 1) zeigt, daß Species mit frontaler Augenstellung stärkere ipsilaterale Projektionen im T0 besitzen. Ähnliches wird auch von Levine (1980) beschrieben, der bei *Xenopus* mit dorso-frontalen Augen stärkere ipsilaterale Projektionen als bei *Rana* findet. Bei den 15 untersuchten Species der Plethodontiden finden sich allerdings auch extreme Ausreißer, die nicht korrelierbar sind. Selbst wenn man methodische Unterschiede und Schwierigkeiten anführt, so ist z.B. bei gleicher Augenstellung die Projektion von *Hydromantes* nicht mit der anderer *Bolitoglossini* zu vergleichen. Der Vergleich mit anderen Eigenschaften der einzelnen Species, die im Zusammenhang mit den Anforderungen an das optische System stehen, bringt weitere Hinweise, doch keine abgesicherten neuen Aussagen. Die starken Projektionen bei *Ba. attenuatus* und *T. narisova-*

lis könnten auf Grund des relativ zum Mesencephalon vergrößerten Diencephalon bei diesen Tieren kommen (Rotluff 1984). Die etwas verstärkten Projektionen bei *D. ochrophaeus* und *Eu. bislineata* könnten durch ihr aktives Jagdverhalten und die flinken Bewegungen bedingt sein. Auch die Dorsalität der Augen, über die keine Daten gefunden wurden, könnte neue Erkenntnisse bringen. Eine Korrelation zwischen ipsilateralen Projektionen und Frontalität der Augen ist sicher vorhanden, doch ist diese nicht exakt und wird durch andere Faktoren moduliert. Einige dieser modulierenden Faktoren sind in funktionellen Aspekten zu suchen, andere könnten phylogenetisch und ontogenetisch bestimmt sein. Es wird dabei an die auch bei Cyclostomata vorhandenen ipsilateralen Projektionen gedacht, vor allem an die embryonal schon vorhandenen Projektionen und deren weitere Entwicklung. Eine mögliche Spekulation für die starken ipsilateralen Projektionen speziell bei Plethodontidae könnte z.B. die direkte Entwicklung im Ei sein, wodurch larvale Projektionen mit wenigen ipsilateralen Fasern überflüssig werden und während der Metamorphose nicht große Mengen an ipsilateralen Projektionen neu gebildet werden müssen. Zum anderen gehorchen die verschiedenen Trakte offenbar anderen Gesetzen. Der basale optische Trakt projiziert kaum ipsilateral, der mediale optische Trakt ist fast bilateral, nur der marginale optische Trakt variiert stark bei den ipsilateralen Anfärbungen. Ein bei Caudata im Thalamus nicht bekannter funktioneller Aspekt ist bei Mammalia gut untersucht. Verschiedene, funktionell unterschiedliche Retinaganglienzellen projizieren in verschiedenem Ausmaß kontra- und ipsilateral in bestimmte Projektionsgebiete (Rodiek 1979, Itaya und van Hoesen 1983). Vor allem der ipsilateral immer vorhandene mediale optische Trakt, der hauptsächlich aus dem temporalen Retinaquadranten stammt (Kapitel 3.2., Skopall 1981), könnte von einer bestimmten Retina -Ganglienzellklasse gebildet werden. Eine Kenntnis der genaueren Verschaltung der ipsilateralen Projektionen könnte die Interpretation der gefundenen Projektionen erleichtern. Auch bei Primaten ist im Colliculus

superior keine 50% ige Überkreuzung vorhanden sondern nur im Geniculatum Bereich.

Ein anderes von Mammalia her bekanntes Ergebnis ist die Trennung der ipsi- und kontralateralen Projektion im Geniculatum (Rodiek 1979) und im Cortex (Hubel et al. 1975). Bei Fröschen (Constantine -Paton et al. 1983) und Fischen (Meyer, 1979, 1983) konnte diese columnäre Organisation durch Projektionen von zwei Augen auf ein TO künstlich erzeugt werden. Ähnliche, allerdings nicht auf gleiche Art durchgeführte Versuche bei Caudata (Harris 1980, Cole et al. 1982), zeigten keine Segregation sondern eine totale Durchmischung. Die ipsilateralen Projektionen bei Plethodontiden sind nicht von den kontralateralen Projektionen getrennt, liegen aber distinkt in bestimmten Schichten innerhalb der kontralateralen Projektion. Die bei adulten Plethodontiden gefundenen Projektionen stehen damit im Gegensatz sowohl zu den Ergebnissen, die bei Fischen und Anuren als auch bei Caudata künstlich erzeugt wurden. Der Mechanismus der Ausbildung der kontra- und ipsilateralen Fasern ist bei Normalentwicklung entweder ein anderer oder kommt anders zum tragen.

4.1.6. Retina-Efferenzen

Ein retina -efferentes System zum Nucleus isthmi bei Vögeln wird ausführlich von Cowan (1973) beschrieben. Auch bei anderen Vertebraten sind Efferenzen in einen Nucleus isthmi beschrieben worden - (Reperant et al. 1982a) Cyclostomata (in den M5 von Schober 1964), (Meyer et al. 1983) Teleostei und (Ferguson et al 1978) Reptilia. Zu dem retina -efferenten System zum Nucleus isthmi werden noch andere Systeme bei verschiedenen Vertebraten beschrieben - (Meyer et al. 1981 Meyer und Ebesson 1981) Selachei und Teleostei zum Nucleus olfacto -retinalis und fast allen optischen Projektionsgebieten, (Münz und Claas 1981) Teleostei zum Nucleus praeopticus, Uncinate Field und Nucleus olfacto -retinalis, (Fritzsche und Himstedt 1981) Salamandridae zum Nucleus praeopticus und Uncinate Field. Alle retina -efferenten Systeme außer dem Nucleus olfacto retinalis und einem thala-

mischen Kerngebiet werden von Springer (1983) nicht gefunden und mit den Befunden von Wilczynski und Zakon (1982) in Zweifel gezogen. Obwohl bei meinen Ergebnissen klare Neurone im praeoptischen Bereich angefärbt sind, die wahrscheinlich nicht transzellulär gefüllt sind, sind sie als Retina - efferenzen fraglich. Diese Neurone könnten von den gleichzeitig erfolgten Terminalis -Anfärbungen kommen, weshalb neue Versuche ohne Anfärbung des Terminalis notwendig wären, um dieses Problem zu klären.

4.2. Retinotope Projektionen

4.2.1. Eintritt und Verlauf der Fasern

Der Verlauf der Fasern im Nervus opticus von der Retina bis zum Chiasma opticum ist topisch (Bunt und Horder 1983, Cima und Grant 1982, Fawcett 1981, Scholes 1979). Beträchtliche Differenzen bestehen über den Ordnungsgrad und den Verlauf der Fasern. Herrick (1941) beschreibt vier Faszikel an der Fissura choroidea und am Chiasma opticum, die auf Grund der Umordnung im Nervus opticus nicht zugeordnet werden können. In dieser Arbeit wurde zwar nicht der Verlauf der Fasern untersucht, doch ist der Ort der Injektion in der Retina bekannt sowie der Eintritt der Fasern am Chiasma opticum. Die Ordnung der Fasern im Nervus opticus, die als eine chronotopische Ordnung mit Faserfolge angesehen wird (Cima und Grant 1982, Grant und Rubin 1980) entsprechend dem morphogenetischen Modell von Horder und Martin (1978), kann sich nicht als von Punkt zu Punkt exakte Retinotopie entwickelt haben. Dies entspricht den meist gefundenen Ergebnissen mit retinotoper Ordnung und einigen "fehlgeleiteten" Faserbündeln, die dieser Ordnung nicht entsprechen. Aus diesem Modell heraus ist der Eintritt der ventralen und dorsalen Fasern einfach zu erklären. Nach Cima und Grant (1982) sind die dorsalen Fasern die ältesten, die ventralen die jüngsten, was der Entwicklung der Retina entspricht (Grant et al. 1980, Jacobson 1978). Die älteren dünneren Fasern verlaufen dorsal und die jüngeren dickeren Fasern

entsprechend ventral.

Viel ungeordneter sind die Fasern des nasalen und temporalen Quadranten. Die temporalen Fasern treten wie bei Fawcett (1981) vor allem caudal am Chiasma ein, wozu noch ein rostral eintretendes Faserbündel kommt. Mit diesem Modell ist es möglich, die getrennten Faserbündel des temporalen Quadranten, zu erklären. Die rostral eintretenden Fasern werden zum großen Teil reflektiert und ziehen, da massive ipsilaterale Projektionen zeitlich verzögert ausgebildet werden (Rettig et al. 1981), nicht mit den übrigen Fasern des temporalen Quadranten ein. Diese "Fremdheit" der Fasern bleibt in der Ausbildung eines separaten medialen optischen Traktes erhalten. Die schon embryonal vorhandenen ersten ipsilateralen Fasern könnten dabei als Pionierfasern dienen (Bate 1976). Ihnen können andere Fasern folgen, die sich an ihnen orientieren (Silver und Sidman 1980, Silver 1982). Daß ipsilaterale Projektionen aus kollateralen Fasern gebildet werden, scheint unwahrscheinlich, da nur selten kollaterale Fasern am Chiasma opticum gefunden werden. (Bohn und Stelzner 1981).

Wie bei Fawcett (1981) sind die Fasern des nasalen Quadranten weitgehend ungeordnet. Eine Ordnung konnte erst in Höhe des Chiasma opticum festgestellt werden, was die Funktion des Chiasma als "Sortierstelle" bestätigt. Die Fasern ziehen wie bei Fujisawa et al. (1981a,b) medial und lateral im marginalen optischen Trakt zum T0. Es sind aber weder zwei getrennte Faserbündel wie bei Fujisawa et al. (1981a,b), denn die Trennung wird durch einige dazwischen ziehende Fasern verwischt, noch stellen sie ein kontinuierliches Band dar wie bei Fawcett und Gaze (1982).

Im weiteren Verlauf zeigen die Fasern des dorsalen und ventralen Quadranten eine starke Faszikulierung, die nur in ihren beiden Hauptfaszikeln mit den Befunden von Fujisawa et al. (1981a) übereinstimmt. Bei Fawcett und Gaze (1982) wird ein starker medialer Anteil der Fasern des ventralen Quadranten beschrieben, was sich wie bei Skopal (1981) in einem medialen optischen Trakt widerspiegelt. Der weitere Verlauf

der temporalen Fasern wird auf der ipsilateralen Seite bei (Fujisawa et al. 1981a) als marginal beschrieben. Die fehlenden axialen Anteile könnten an nicht durchreagierten whole mounts oder an der Tendenz der Plethodontidae zur verstärkten Ausbildung axialer Faszikel liegen. Die Faszikulation scheint ebenfalls den Plethodontidae eigen zu sein und ist bei *Cynops*, *Rana* und *Xenopus* nicht beschrieben (Fujisawa et al. 1981a, Lázár 1971, Fawcett 1981). Ein aus den rostral eintretenden Fasern gebildeter medialer optischer Trakt wird auch bei Skopal (1981) beschrieben.

4.2.2. Kontralaterale Projektionen

Die Projektionsgebiete im rostralen Thalamus sind bei Caudata nur wenig untersucht (Skopal 1981). Andere vergleichende Untersuchungen liegen nur für *Rana* auf Grundlage von Degenerationsmethoden (Lázár 1971, Scalia und Fite 1974) und für *Xenopus* mit der HRP Methode vor (Fawcett 1981). Eine exakte Festlegung der Projektionen innerhalb der einzelnen Projektionsgebiete ist schwierig, da bei den Caudata grobanatomische Grenzen der Projektionsgebiete fehlen.

Ein anderer, für die Beschreibung der Topie wichtiger Punkt ist die unterschiedlich starke Anfärbung der einzelnen Projektionsgebiete aus den verschiedenen Quadranten. Die Ursache hierfür dürfte bei den Projektionen aus dem temporalen und dem nasalen Quadranten in der großen Unordnung der eintretenden Fasern liegen. Abgesehen von dieser Einschränkung wurden die Ergebnisse von Skopal (1981) bestätigt, auch für den ventralen und dorsalen Quadranten. Auffällig ist die schwache Anfärbung der thalamischen Projektionsgebiete des nasalen Quadranten, der außer dem T0 kein gut angefärbtes Terminalgebiet besitzt. Einige thalamische Projektionsgebiete wie das Neuropil Bellonci pars medialis und das Uncinate Field werden massiv nur vom temporalen und ventralen Quadranten innerviert und zeigen keine topischen Anfärbungen, was auch für das basale optische Neuropil gilt. Die Ergebnisse im posterioren thalamischen Neuropil und T0 entsprechen im wesentlichen den Ergebnissen von Lázár (1971),

Scalia und Fite (1974) und Fujisawa et al. (1981a).

Die Vielfalt der verschiedenen Projektionsgebiete im Thalamus mit topischen, verschieden starken Anfärbungen erlauben die Spekulation, daß es bei den Caudata ähnlich wie bei den Mammalia (Friedlander und Sherman 1981, Rodiek 1979) anatomisch verschiedene Retinaganglienzellen gibt. Die Ausbildung der Projektionsgebiete zu unterschiedlichen Zeiten (Rettig et al. 1981) spricht dafür. Versuche, die denen an Mammaliern vergleichbar wären, stehen bei Anamniern noch aus.

4.2.3. Ipsilaterale Projektionen

Die Projektionen der ipsilateralen Seite sind zu denen der kontralateralen Seite deplaziert (Torrealba et al. 1982, Skopal 1981). Bei allen Autoren wird eine Projektion aus dem temporalen Quadranten beschrieben. Bei *Xenopus* (Kennard 1981) existieren noch Projektionen aus dem ventralen, bei Salamandridae (Skopal, 1981) Projektionen aus dem dorsalen Quadranten. Die Projektionsgebiete liegen hierbei medial im Thalamus, was vor allem bei Plethodontidae mit ihren starken ipsilateralen Projektionen nicht mehr zutrifft. Wohl bleiben die Projektionsgebiete des medialen optischen Traktes diejenigen mit den stärksten Anfärbungen, doch sind die Anteile der Projektionsgebiete des marginalen optischen Traktes stark erhöht. Die Erhöhung der ipsilateralen Projektionen kommt nicht nur aus dem temporalen, sondern auch aus dem ventralen und dorsalen Quadranten.

Sind die ipsilateralen Projektionen im Thalamus relativ anders gelagert als die kontralateralen, so entsprechen die ipsilateralen Projektionen im T0 von der Lage her den kontralateralen, sind aber nur auf bestimmte Schichten begrenzt. Die Projektionen der verschiedenen Quadranten bleiben, von wenigen Fasern des temporalen Quadranten abgesehen, in dem entsprechenden T0 -Quadranten. In Bezug auf ihre Topie sind die ipsilateralen Projektionen im Thalamus und im T0 von unterschiedlicher Art, weshalb unterschiedliche Verschaltungsmechanismen nicht ausgeschlossen werden können. Versuche mit manipulierter Entwicklung oder Regene-

ration (Horder und Martin 1978, Jacobson 1978 als Zusammenfassung), die das T0 als Gegenstand ihrer Forschung haben, würden damit ihre Aussagekraft für den Thalamus verlieren. Allerdings wird das T0 vor allem von Fasern des marginalen optischen Traktes innerviert, die auch im Thalamus einen besseren retinotopischen Vergleich mit der kontralateralen Seite erlauben. Dabei werden bei diesen Untersuchungen die beiden anderen optischen Trakte vollkommen außer Acht gelassen.

4.3. Entwicklung der retinofugalen Projektionen

4.3.1. Ausbildung der ersten Verschaltungen

Der Zeitpunkt der Innervierung des T0 ist exakt vergleichbar mit den ersten gefundenen Anfärbungen bei Ambystoma von Herrick (1941), die mit Silberimprägnierungen nachgewiesen wurden. Die Ergebnisse des zeitlichen Innervierungsmusters des T0 sind denen ähnlich, die bei anderen Vertebraten gefunden wurden - Pisces (Jeserich 1982), Anura (Currie und Cowan 1975), Aves (Rager 1980), Mammalia (Frost et al. 1979)-, nämlich, daß retinofugale Fasern das T0 erreichen, bevor ein Bildsehen möglich ist. Damit erfolgt die erste Innervierung bei Mammalia vor der Geburt oder bei Vögeln, Amphibien und Fischen vor dem Schlüpfen. Dabei können aber optische Reize nicht ganz ausgeschlossen werden (diffuses Licht oder infrarotes Licht). Kontrollexperimente, bei denen Eier bis zum Schlüpfen im Dunkeln gehalten wurden, zeigten keine grobanatomisch quantifizierbaren Unterschiede. Auch Versuche, Embryonen durch Lichtblitze zu Verhaltensreaktionen anzuregen, brachten keine Resultate (Rettig unveröffentlichte Ergebnisse). Dabei kann mit solchen negativen Resultaten auf Grund einfacher Versuche die Frage nach einem möglichen adäquaten Reiz nicht ausgeschlossen werden.

Die Bezeichnung der ersten einwachsenden Fasern zum T0 und zum basalen optischen Neuropil als Leit- oder Pionierfasern erfolgte auf Grund einiger Ähnlichkeiten zu Ergebnissen von

Bate (1976), Bentley und Keshian (1982), Edwards (1976) bei Arthropoden und Katz und Lasek (1979) bei Anuren. Es gilt die Definition von Bentley: "It now seems useful to apply the term "pioneer" to cells of any type whose growth cones first navigate a pathway". Daß nachfolgende unreifere Axone reiferen Axonen folgen, ist für die Retina (Krayanek und Goldberg 1981) und den Nervus opticus gezeigt worden (Bodick und Levinthal 1980, Cima und Grant 1982). Für den Bereich des Gehirnes konnte bisher weder hier noch in anderen Arbeiten der Beweis angetreten werden. Eine vergleichbare Abfolge des Einwachsens von Axonen findet sich auch bei Mammaliern (Frost et al. 1979) und Pisces (Jeserich 1982). Einem ersten Einwachsen von wenigen Fasern folgen viele unmyelinisierten Fasern, die anschließend myelinisierten.

4.3.2. Entwicklung der Projektion im Tectum opticum

Von der frühen rostro -lateral gelegenen Projektion wird das TO in caudo -medialer Richtung bedeckt, entsprechend zu Ergebnissen bei Anura (Scott 1974, Currie und Cowan 1975). Ähnliche Untersuchungen, die eine rostro -caudale Ausdehnung der tectalen Projektion bei Xenopus zeigen, führten Gaze et al. (1974) zur Hypothese von einer gleitenden Projektion der retinotectalen Verschaltung, was durch Versuche von Gaze et al. (1979) und Fraser (1983) erhärtet wurde. Von Jacobson (1978) wird ein solcher Mechanismus allerdings bestritten. Da schon frühlarval eine Retinotopie existiert (Holt und Harris 1983), deren Mittelpunkt von rostral nach caudal im TO verschoben werden muß, was durch das Wachstum des TO nicht erklärt wird (Straznicky und Gaze 1972), muß ein anderer Mechanismus existieren, der diese Verschiebung erklärt. Larven zeigen schon direkt nach dem Schlüpfen Beutefangverhalten (Himstedt 1967). Daher muß diese Verschiebung ohne Beeinträchtigung in der Funktion erfolgen. Weitere Studien sind zur genaueren Klärung dieses Phänomens notwendig.

4.3.3. Basaler optischer Trakt und basales optisches Neuropil

Die ersten angefärbten Neurone im basalen optischen Trakt entsprechen wie die Befunde im TO zeitlich genau den Ergebnissen von Herrick (1941). Das Auftreten einer massiven Projektion erfolgt gleichzeitig mit den ersten retrograd gefüllten Neuronen des Nervus oculomotorius. Dazu kommt eine zeitliche Korrelation der Entwicklung der dendritischen Verzweigungen und der axonalen telodendritischen Verzweigungen der Oculomotorius -Neurone und des basalen optischen Neuropils. Gleichzeitig beobachtet man die ersten Augenbewegungen, die auch von Herrick (1941) für den gleichen Zeitpunkt erwähnt werden. Die Einbeziehung des basalen optischen Traktes in den optomotorischen Nystagmus ist zumindest bei adulten Amphibien gut bekannt (Lázár 1973, Manteuffel 1979). Es scheint möglich, daß die starken larvalen Augenbewegungen durch die massive, direkte visuelle Verschaltung mit den Oculomotorius -Neuronen ausgelöst werden, die später von anderen Eingängen überlagert werden. Das Abzweigen des basalen optischen Traktes in sehr frühen Stadien könnte verbunden sein mit einer eigenen Klasse von Retina -Ganglienzellen, die eigene Pionierfasern besitzen, die entlang des Pedunkel projizieren, entsprechend zu Mammaliern (Rodiek 1979). Montgomery et al. (1982) fanden mit anatomischen Untersuchungen eine große Zahl an Retina -Ganglienzellklassen, die in das basale optische Neuropil von adulten Fröschen projizieren. Auf Grund der großen Zahl an anatomisch verschiedenen Zellen ist eine Beschreibung als eine eigene Klasse schwierig. Bei Ableitungen im Bereich des basalen optischen Neuropil findet man dagegen immer richtungssensitive Großfeldneurone (Manteuffel 1979).

4.3.4. Entwicklung der diencephalen Projektionsgebiete

Sehr wenig ist über die Entwicklung der retinofugalen Projektionsgebiete des Diencephalon bei Amphibien bekannt (Currie und Cowan 1974a). Die Ergebnisse zeigen, daß alle thalamischen Projektionsgebiete zeitlich verzögert gegenüber

der T0 Projektion ausgebildet werden. Dies entspricht Ergebnissen bei Mammaliern (Frost et al. 1979) und Regenerationsversuchen bei Teleosteen (Murray 1977). Der mediale optische Trakt und seine Terminalgebiete (Neuropil Bellonci und Uncinate Field) zeigen eine vom marginalen optischen Trakt unterschiedliche Entwicklungsrichtung von rostral nach caudal. Beim marginalen optischen Trakt wird das am weitesten caudal gelegene Projektionsgebiet, das Tectum opticum, vor dem Corpus Geniculatum Thalamicum ausgebildet.

4.3.5. Entwicklung der ipsilateralen Projektionen

Die gefundenen Ergebnisse und die Befunde von Currie und Cowan (1974b), Kennedy und Robinson (1977) und Kennard (1981) über die massive Entwicklung von ipsilateralen Projektionen während der Metamorphose bestätigen auf den ersten Blick die Hypothese von Lázár (1971), daß die ipsilaterale Projektion mit der Entwicklung eines binokularen Gesichtsfeldes assoziiert ist. Allerdings gibt es auch einige Einwände, die gegen eine solche Schlußfolgerung sprechen. Triturus zeigt selbst drei Monate nach der Metamorphose noch juvenile ipsilaterale Projektionen, besitzt aber eine Augenstellung entsprechend der bei adulten Tieren. Embryonal vorhandene ipsilaterale Projektionen werden während der larvalen Entwicklung verstärkt und zwar ohne eine Veränderung der Augenstellung. Ipsilaterale Projektionen von neotenen Salamandern, bei denen eine Metamorphose künstlich herbeigeführt wurde, werden verstärkt, doch wird die Augenstellung nicht verändert (Stirling und Brändle 1982). Die als Pionierfasern embryonal einziehenden ipsilateralen Fasern sind in der larvalen Zeit für Pionierfasern viel zu häufig und sind über einen so langen Zeitraum ohne Funktion sicher nicht vorhanden. Im Zusammenhang damit, daß alle Vertebraten unabhängig von ihrer Augenstellung ipsilaterale Projektionen ausbilden, kann angenommen werden, daß ipsilaterale Projektionen grundsätzlich immer angelegt sind. In der Ontogenie und, oder der Phylogenie könnten diese ipsilateralen Projektionen durch eine Vielzahl von Möglichkeiten

modifiziert werden, worauf auch künstlich verstärkte ipsilaterale Projektionen hinweisen (Land und Lund 1979, Lund et al. 1980, Fraser 1979, Stelzner et al. 1981). Ein besonderer Aspekt ist noch, daß die Verstärkung der ipsilateralen Projektion aus dem temporalen Bereich der Retina kommt. Dabei wäre der Ursprungsort der embryonal einwachsenden Pionierfasern von besonderer Bedeutung. Er ist allerdings bisher nicht bekannt.

4.3.6. Retino-retinale Verschaltung

Retino-retinale Fasern sind bei Amphibien nur aus Regenerationsversuchen bekannt (Bohn und Stelzner 1979, 1981 a,b,c.), bei Ratten aber auch während der Normalentwicklung sowie adult vorhanden (Bunt und Lund 1981). Die bei einigen adulten Tieren vorhandenen retino-retinalen Fasern zeigen auch bei Amphibien eine in der Entwicklung stärkere und bei adulten Tieren andauernde Verbindung. Bei diesen Versuchen kann allerdings nicht ausgeschlossen werden, daß es sich um transzellulären Transport von HRP handelt. Die Anfärbungen traten häufiger bei Versuchen mit Detergenzien auf, waren nur bei massiver Füllung des Nervus opticus angefärbt und traten bei frühen Stadien, d.h. schnellerer Degeneration, häufiger auf.

4.3.7. Versuch, die Ergebnisse mit den Eingangshypothesen in Verbindung zu bringen

Eine relativ einfache Hypothese, die von Rager (1980,1983) in Bezug auf die retino -tectale Verschaltung aufgestellt wurde, sagt, daß: eine retinotopie Organisation des Traktes zusammen mit topographischen Unterschieden in Bezug auf das Reifen der Dendriten und "matching" Zelltod die Ausbildung der retinotopischen Ordnung bei adulten Tieren nach Normalentwicklung erklären könnte. Dies könnte auch für Triturus zutreffen. Die ersten Orte von reifen Dendriten im Tectum opticum (Straznicky und Gaze 1972) und im Diencephalon (Tay und Straznicky 1982) entsprechen genau den Orten der ersten nachweisbaren Projektionsgebiete. Eine Topie ist

zumindest für die Larvalentwicklung von Amphibien beschrieben (Gaze et al. 1979, Holt und Harris 1983). Allerdings scheint es, als ob mechanische Leitmechanismen alleine (Rager 1980, 1983) nicht genügen, um die Aussortierung der ipsilateralen Projektionen, der Projektionen im basalen optischen Trakt und im medialen optischen Trakt zu erklären. Zumindest die vorher beschriebenen, als erstes einwachsenden Pionierfasern scheinen zu "wissen", wohin sie ziehen sollen. Wenigstens für diese Pionierfasern könnten andere Leitmechanismen, wie solche von Frost et al. (1979), für die Normalentwicklung oder das auf Grund von Regenerationsversuchen erstellte morphogenetische Modell von Horder und Martin (1978), das Abspalten separater Trakte besser erklären. Nachfolgende Fasern könnten sich an den Pionierfasern in Nachbarschaftsfolge orientieren (Krayanek und Goldberg 1981, Bodick und Levinthal 1980, Cima und Grant 1982). Vorgeprägte Tunnel und Öffnungen (Singer et al. 1979, Silver und Sidman 1980) oder Interaktionen von einwachsenden Fasern mit Gliazellen (Rakic 1981, Orkand et al. 1981) oder Interaktionen mit Pigmentstrukturen (Silver und Sapiro 1981), sind als mechanische Leitmechanismen nachgewiesen. Durch Substrate vorgeprägte Bahnen (Katz und Lasek 1979) oder Attraktivitätsstoffe kurzer Reichweite in bestimmten Gehirnregionen (Harris 1980b) könnten die Zielfindung der mechanisch einwachsenden Fasern verschärfen.

Als zweiter Schritt ist nach dem Einwachsen der Fasern die Ausbildung einer funktionellen Verbindung mit dem zentralen Nervensystem notwendig. Der sehr früh und am häufigsten zur Kontrolle dieser Verbindungen postulierte Mechanismus ist der Zelltod. Er wird in zwei Variationen beschrieben, als selektiver Mechanismus (Cowan 1973, 1982) oder als statistischer Prozeß (Rager 1980, Katz und Grenander 1982). Ein massiver Zelltod in einem bestimmten Zeitraum existiert aber nur bei Vögeln und Säugern. Bei Fischen (Capron de Crapona und Frittsch 1983) und Amphibien (Kollros 1982) ist der Zelltod nicht auf einen bestimmten Zeitraum beschränkt und nur schwach ausgeprägt. Zwei grundlegend verschiedene

Kontrollmechanismen innerhalb der Klasse der Vertebraten für einen bei allen Klassen auf gleich Weise ablaufenden Vorgang scheinen nicht glaubhaft. Auch die untergeordnete Rolle der Aktivität der Axone für die exakte Knüpfung von Verbindungen während der Normalentwicklung bei Amphibien (Harris 1980a) und Mammaliern (Mower et al. 1981) spricht gegen einen von außen aufgeprägten Kontrollmechanismus. Bei Regenerationsversuchen hat die Aktivität eine größere Bedeutung (Schmidt und Edwards 1983). Dabei muß berücksichtigt werden, daß einige Voraussetzungen ganz anders sind. Z.B. wächst der Trakt nicht geordnet sondern ungeordnet ein (Udin 1978), weshalb die Aktivität dabei eine viel dominierendere Rolle einnimmt. Es scheint deshalb zweckmäßig zu trennen zwischen Befunden, die bei Normalentwicklung, Regeneration oder Manipulation abgeleitet wurden.

Auch bei der Normalentwicklung müssen allerdings einige "fehlgeleitete" Axone eliminiert werden. Als wahrscheinlichste Mechanismen gelten Polaritätsstoffe von kurzer Reichweite (Udin 1977, Schmidt 1977), dendritische Kompensation (Perry und Linden 1982, Murray und Edwards 1982) oder die Erhaltung einer bestimmten Anzahl an Synapsen (Schneider 1973). Zu diesen Vorschlägen der Eliminierung von Fehlern gibt es auch genügend Einwände. Z.B. finden Maray et al. (1982), obwohl ihre Versuche klar für dendritische Kompensation sprechen, eine mögliche Abnahme von Synapsen um 40%, ohne daß ein Überleben der Zellen grundlegend in Frage gestellt wäre.

4.4. Verschaltungen des Tectum Opticum

4.4.1. Afferente Verschaltungen

4.4.1.1. Telencephalon

Tecto -telencephale Verbindungen sind eine Gemeinsamkeit fast aller Vertebraten -(So und Jen 1982) Mammalia, (Elprana 1980) Reptilia, (Kokoros und Northcutt 1977, Finkenstädt et

al. 1983) Caudata, (Grover und Sharma 1981) Teleostei, (Smeets 1982) Chondrichthyes. Eine der wenigen Ausnahmen scheinen die Anuren zu bilden, bei denen bisher keine direkten tecto - telencephalen Verbindungen gefunden werden konnten (Lazar et al. 1983, Wilczynski und Northcutt 1983a,b). Im Gegensatz zu Finkenstädt et al. (1983) sind bei den hier vorliegenden Resultaten die Anfärbungen auch bei großen Injektionen auf die Amygdala und das Striatum beschränkt und werden nie in palliären Gebieten gefunden. Dies entspricht den Ergebnissen von Kokoros und Northcutt (1977), die bei Hemisphärektomie Anfärbungen im TO nachwiesen, bei Läsionen im gesamten Pallium jedoch keine Anfärbungen fanden. Die von Kokoros und Northcutt (1977) und Wilczynski und Northcutt (1983a,b) dargestellten, in das TO einziehenden Fasern, zeigen auch den Grund für das Fehlen von Anfärbungen bei kleinen Injektionen oder bei Injektionen im caudalen Quadranten. Die telencephalen Fasern projizieren in die abführende Faserschicht, vor allem in den rostralen Bereich des TO.

Projektionen in das kontralaterale Telencephalon werden bei einigen Fischen beschrieben (Northcutt 1982, Smeets 1982). Diese sind dort aber bedeutend massiver als bei Plethodontiden und zeigen klar angefärbte Neuronen.

4.4.1.2. Diencephalon

Tectale Afferenzen sind bei meinen Untersuchungen im ventralen Thalamus, dorsalen Thalamus und dem Praetectum angefärbt. Diese Nuclei werden bei den meisten Anamniern beschrieben - (Finkenstädt 1983) Caudata, (Wilczynski und Northcutt 1977) Anura, (Northcutt 1982) Holostei, (Grover und Sharma 1981) Teleostei, (Smeets 1982) Selachii und Batoidea. Die Zuordnung und Einordnung der einzelnen Nuclei bei verschiedenen oder sogar denselben Species ist umstritten. Bei Teleosteen ordnen Fiebig et al. (1983) alle angefärbten Nuclei im Thalamus dem dorsalen Thalamus zu, da der ventrale Thalamus nach Herrick (1948) dem Subthalamus bei Mammalia entspricht und dort keine tectalen Afferenzen zeigt. Die

Anfärbungen, die Fiebig et al. (1983) und Grover und Sharma (1981) fast gleich beschreiben, liegen, je nach Zuordnung, entweder im dorsalen Thalamus oder nach Northcutt z.T. im ventralen Thalamus. Smeets (1982) beschreibt dagegen bei selachii und Batoidea klare Anfärbungen sowohl im dorsalen als auch im ventralen Thalamus, was auch bei Caudata klar zu erkennen ist (Finkenstädt 1983). Bei Myxine liegen die Anfärbungen, soweit vergleichbar, ausschließlich im ventralen Thalamus (Amemiya 1983).

Die auf den ersten Blick gleichen Ergebnisse bei Caudata differieren allerdings etwas bei genauerer Betrachtung hinsichtlich der einzelnen Nuclei im dorsalen und ventralen Thalamus. Bei Finkenstädt et al. (1983) werden Anfärbungen in einem anterioren und einem medialen dorsalen Thalamus beschrieben (ein medialer dorsaler Thalamus wird bei Herrick (1948) nicht erwähnt, könnte aber dem Nucleus Bellonci entsprechen). Die Hauptmasse der Neurone liegt bei den hier erfolgten Untersuchungen im Nucleus Bellonci, mit wenigen Neuronen im übrigen Bereich des dorsalen Thalamus. Wie bei Grover und Sharma (1981) stammen die Afferenzen im dorsalen Thalamus ausschließlich aus Injektionen in den rostralen T0 Quadranten, unabhängig von der Größe der Injektionen. Die Anfärbungen im ventralen Thalamus liegen viel distinkter als bei Finkenstädt et al. (1983) in einer rostro-caudal ausgedehnten Säule, direkt dorsal des Sulcus ventralis thalami, was als Ursache wahrscheinlich die hier verwendeten kleineren Injektionen hat.

Ähnliches gilt auch für die Afferenzen im Praetectum, die ebenfalls nur aus dem rostralen Bereich des T0 stammen (Grover und Sharma 1981, Smeets 1982). Die interessanten Überlegungen von Finkenstädt et al. (1983) eines inhibitorischen Effektes des Praetectum auf das Tectum opticum bliebe mit diesen Resultaten auf den rostralen Teil des T0 beschränkt oder müßte auf eine andere Art erfolgen. Schwache Projektionen zur kontralateralen Seite werden ebenfalls beschrieben (Kokoros und Northcutt 1977, Luiten 1981a).

Andere Afferenzen im Nucleus praeopticus und im Hypothala-

mus, die von einigen anderen Autoren beschrieben werden (Finkenstädt et al. 1983, Luiten 1981a), werden hier nur bei Injektionen angefärbt, die nicht auf das T0 beschränkt sind.

4.4.1.3. Afferente Verschaltung mit dem Mesencephalon

Die auf der ipsilateralen Seite im T0 angefärbten Neurone entsprechen den Befunden bei Golgi Anfärbungen (Grunwald 1981, Roth et al. 1984). Zu den beiden Hauptgruppen - größere Neurone mit kurzem apikalem Schaft und breiten dendritischen Verzweigungen und kleinere Neurone mit langem apikalem Schaft und schmalen dendritischen Verzweigungen - kommt eine dritte Gruppe. Es handelt sich um ausgelagerte Neurone, die bei Golgi Anfärbungen nur selten angefärbt werden. Auf Grund ihrer komplexen Verzweigungen könnten diese Neurone eine große Bedeutung in der Informationsverarbeitung besitzen, obwohl sie nur in geringer Anzahl vorkommen.

Die meisten Neurone auf der kontralateralen Seite entsprechen in Gestalt und Lage den Neuronen, die bei Anfärbungen des Nervus trigeminus auftreten (Rettig unveröffentlichte Ergebnisse). Diese als Nucleus mesencephalicus V bekannte Anfärbung, liegt vor allem caudal und medial im T0, aber auch auf das gesamte T0 verteilt. Selbst wenn diese Neurone eine visuelle tecto -tectale Verschaltung darstellen sollten, so ist diese Verbindung nur sehr schwach ausgebildet. Auch bei anderen Vertebraten sind solche direkten tecto -tectalen Verbindungen nur schwach ausgebildet -(Northcutt 1982) Holostei, (Grover und Sharma 1981, Fiebig et al. 1983) Teleostei, (Finkenstädt et al. 1983) Caudata- und reagieren vor allem auf somatosensorische Reize (Rhoades 1981). Bei einigen Anamniern ist diese Verbindung dagegen bedeutend stärker entwickelt -(Smeets 1982) Selachii und Batoidea, (Rubinson 1968) Anura.

Anfärbungen im dorsalen Tegmentum werden bei allen Autoren beschrieben. Bei einigen Autoren sowie bei der hier vorliegenden Untersuchung wird dieser Nucleus als bilateral beschrieben -(Northcutt 1982, Fiebig et al. 1983, Luiten

1981a) Pisces, ((Wilczynski und Northcutt 1977) Anura, (Welker et al. 1983) Reptilia. Von anderen Autoren wird dagegen nur eine ipsilaterale Anfärbung berichtet -(Smeets 1982, Grover und Sharma 1981) Pisces, (Finkenstädt et al. 1983) Caudata. Diese Diskrepanz vor allem zu der Arbeit von Finkenstädt et al. (1983) bei dem gleichen Versuchstier ist verwunderlich. Auch durch methodische Unterschiede wird die Diskrepanz nicht geringer sondern nur größer.

Das Vorhandensein eines Nucleus isthmi scheint ein gemeinsames Merkmal aller Vertebraten zu sein -(Northcutt 1982) Holostei, (Grover und Sharma 1981, Fiebig 1983) Teleostei, (Gruberg und Lettvin 1980, Dann 1982) Anura, (Wang et al. 1983 Welker et al. 1983) Reptilia. Bei Mammalia könnte eine homologe Struktur im parabigeminal Nucleus vorliegen (Roldan et al. 1983). Nicht gefunden wurde ein Nucleus isthmi bei Selachii und Batoidea (Smeets 1982). Ob die Anfärbungen im Nucleus reticularis mesencephali bei Myxine (Amemiya 1983) dem Nucleus isthmi anderer Vertebraten entspricht, ist wegen der schwierigen Einteilung der Gehirnregionen bei Myxine nicht zu entscheiden, aber denkbar.

Diese Region, nach Herrick (1948) als Tegmentum isthmi bezeichnet, ist grobanatomisch bei Caudata schwer zu differenzieren. Auf Grund des Fehlens äußerer Merkmale war dieses Gebiet Gegenstand von Diskussionen (Larsell 1967, Herrick 1948), was bis heute zu unterschiedlichen Bezeichnungen einzelner Gebiete führt (Opdam und Nieuwenhuys 1976). Bei Larsell wird der Nucleus isthmi als Teil des Corpus Cerebelli betrachtet, und bei Opdam und Nieuwenhuys entspricht er dem Nucleus visceralis sekundarius. Herrick verneint einen zu Anura vergleichbaren Nucleus isthmi. Kühlenbeck (1973) beschreibt einen dorsal des Nucleus visceralis sekundarius gelegenen Nucleus isthmi, der damit außerhalb des Tegmentum isthmi nach Herrick liegt. Gruberg und Harris (1981) beschreiben einen mit HRP Injektionen gefundenen Nucleus isthmi mit Bezug auf Opdam und Nieuwenhuys, was aber dessen Nucleus visceralis sekundarius entspricht. Die Anfärbungen von Gruberg und Harris entsprechen der Lage nach den hier

gefundenen Ergebnissen. Die Frage, ob diese Anfärbungen einem Nucleus isthmi homolog sind, scheint allein auf Grund der Lage nicht zu klären.

Läge dieser Nucleus entsprechend zu Larsell (1967) im Cerebellum, so wären auch bei anderen Anamnioten deutliche cerebelläre Verschaltungen zu erwarten. Solche massiven direkten cerebellären Verschaltungen werden aber nicht beschrieben (Grover und Sharma 1981, Northcutt 1982, Wilczynski und Northcutt 1977). Eine massive Verschaltung mit dem Nucleus visceralis sekundarius wird ebenfalls nicht beschrieben.

Der Nucleus isthmi, der bei Anura sehr groß und auffällig ist, ist Gegenstand intensiver Forschungen (Gruberg und Lettvin 1980, Dann und Beazley 1982, Grobstein und Comer 1983) Anura, (Ito et al. 1981, 1982) Teleostei. Seine Funktion als Relais Station der tecto- tectalen Verschaltung wird von Gruberg und Lettvin (1980) Grobstein et al. (1978) und Grobstein und Comer (1983) diskutiert, bei den Ergebnissen von Gruberg und Udin (1978) zum erstenmal kontralateral anfärbt, durch die Ergebnisse von Dann und Beazley (1982) allerdings verkompliziert. Die funktionelle Bedeutung dieses visuellen Nucleus scheint mir trotz intensiver Forschung von einer Klärung noch weit entfernt. All diesen Ergebnissen auf anatomischer Ebene gemeinsam ist eine topische Anordnung der Projektion im Nucleus isthmi. Eine topische Projektion zeigt sich auch bei den Anfärbungen im Nucleus isthmi bei *S. salamandra*. Schwer abgrenzbar ist die topische Projektion bei *B. Subpalmata*, was auf die bei dieser Species erfolgte Verschiebung des Nucleus nach weit unter das TO zurückgeführt wird. Ähnliche Lage und gleiche Verschaltung sind die hier angeführten Kriterien zur Homologisierung eines Nucleus isthmi.

Die gefundenen schwachen ipsilateralen Anfärbungen entsprechen den Befunden von Gruberg und Harris (1981) bei Caudata und Befunden von Lázár et al. (1983), Udin (1983) und Dann und Beazley (1982) bei Anura.

4.4.1.4. Cerebellum

Entsprechend Finkenstädt et al. (1983) konnten keine T0 - Afferenzen bei Caudata gefunden werden. Dies entspricht auch den Befunden bei anderen Anamniern (Wilczynsky und Northcutt 1977, Grover und Sharma 1981). Der von Larsell (1967) und Herrick (1948) beschriebene tecto - cerebelläre Trakt findet in der hier vorliegenden Arbeit keine Entsprechung. Die vereinzelt angefärbten Fasern des Nervus Trigeminus, die in der Commissura cerebelli kreuzen, repräsentieren die einzigen im Cerebellum gefundenen Anfärbungen. Ein schwacher tecto - cerebellärer Trakt wird allerdings bei Holostei (Northcutt 1982) und Selachii (Smeets 1982) beschrieben.

4.4.1.5. Nuclei in der Medulla Oblongata

Die beiden angefärbten Nuclei in der Medulla oblongata, die nur bei großen Injektionen vor allem im caudalen Bereich auftraten, entsprechen den Ergebnissen von Gruberg und Harris (1981) bei Ambystoma. Der erste Nucleus in der Formatio reticularis, der bilateral angefärbt ist, wird auch bei den meisten anderen Anamniern beschrieben - (Smeets 1982) Selachii und Batoidea, (Northcutt 1982) Holostei, (Fiebig et al. 1983) Teleostei und (Wilczynsky und Northcutt 1977) Anura. Ob es sich dabei um visuelle Verschaltungen handelt, kann bezweifelt werden, da diese Anfärbungen verstärkt aus dem caudalen Bereich stammen (Grover und Sharma 1981), ein Gebiet, das für seine starke Innervierung durch sekundäre somatosensible Fasern bekannt ist (Herrick 1948).

Der zweite Nucleus, der ausschließlich kontralateral angefärbt wurde und über kreuzende Fasern des Tractus tecto bulbaris rectus innerviert wird, scheint eine weitere Gemeinsamkeit bei Anamniern zu sein - (Amemiya 1983) Myxinoidea, (Smeets 1982) Chondrichthyes, (Northcutt 1982) Holostei, (Fiebig et al. 1983) Teleostei und (Gruberg und Harris 1981) Caudata. Die bilateralen Anfärbungen von Finkenstädt et al. (1983), ebenfalls bei Caudata gefunden, könnten auf methodische Unterschiede zurückzuführen sein.

4.4.2. Rostrale Fasertrakte und tecto -tectale Verschaltung

Der größte Teil der rostral ziehenden Fasern verläuft im Tractus tecto -thalamicus rectus b.z.w. im Tractus tecto -thalamicus cruciatus. Eine entsprechende Bahn scheint bei allen Anamniern zu existieren. Unterschiede treten nur im Ausmaß der Innervierung oder im Verlauf ab der Commissura postoptica auf. Bei Selachii und Batoides ist dieser Trakt sehr schwach ausgebildet und endet im kontralateralen Thalamus (Smeets 1981b) mit wenigen Fasern in der Commissura transversa. Bei Teleosteen (Grover und Sharma 1979, Ebbesson und Vanegas 1972) und Anuren (Wilczynski und Northcutt 1977) werden diese Projektionen mit ausgeprägten Anteilen in das kontralaterale T0 beschrieben. Der große Anteil der bei Caudata tief in das kontralaterale T0 einziehenden Fasern könnte eine Möglichkeit der tecto- tectalen Verschaltung bei Caudata darstellen. Die andere tecto- tectale Faser Verbindung über die Commissura tecti mesencephali ist wie bei anderen Anamnioten so schwach ausgeprägt, daß darüber eine Verschaltung der beiden Tecti kaum möglich scheint. Robinson (1968) beschreibt diese Fasern entsprechend zu Gaupp (1899) als kleinste Komponente der Schleifenfasern.

4.4.3. Caudale Faserverbindungen

Die caudalen Faserverbindungen werden durch die beiden tecto -bulbären Trakte repräsentiert. Bei Amphibien ist der gekreuzte Trakt der ausgeprägtere (Robinson 1968, Wilczynski und Northcutt 1977 und Gruberg und Harris 1981). Bei Fischen ist das Verhältnis mit einem stärker angefärbten ungekreuzten Trakt umgekehrt (Smeets 1981b, Grover und Sharma 1979, Luiten 1981). Der Tractus tecto bulbaris rectus verläuft wie bei Anura (Robinson 1968, Wilczynski und Northcutt 1977) und Reptilia (Welker et al. 1983) nahe am Nucleus isthmi vorbei, z.T. in ihn hinein oder durch ihn hindurch. Die tecto -bulbären Trakte enden auf Höhe des Calamus scriptorius kurz vor Eintritt des Nervus Hypoglossus. Eine direkte Innervierung der für den Beutefang wichtigen Retraktor Neurone der Zungenmuskulatur ist damit wenig wahrscheinlich. Eine

direkte Innervierung der Neurone des moto- Nucleus des Nervus IX und X ist allerdings auch unwahrscheinlich, da die Lage und die Aufzweigungen der moto- Neurone dieser Nuclei (Roth et al. 1984) nur in schwachem Kontakt mit den tecto - bulbären Trakten stehen.

Die Anfärbungen im Lemniscus System traten im Gegensatz zu Gruberg und Harris (1981) und Finkenstädt et al. (1983) nur schwach oder bei Injektionen, die Teile des dorsalen Tegmentum erfaßten, auf. Schon Herrick (1948) beschreibt die Fasern im Lemniscus System aus dem dorsalen Tegmentum, Pedunkel und Thalamus Bereich mit wenigen Fasern aus dem T0. Aus diesem Grunde stellt sich die Frage, ob die massiven Anfärbungen im Lemniscus bei anderen Autoren nicht durch Diffusion freier HRP in diese Gebiete aufgetreten sind. Die Untersuchungen von Gruberg und Solish (1978) und Gruberg und Harris (1981), die sich mit einem unterschiedlichen Ansatz, vor allem mit somatosensiblen Projektionen beschäftigen, werden dadurch aber nicht so stark beeinträchtigt wie Untersuchungen über die visuellen Verschaltungen.

5. Zusammenfassung

Im visuellen System von Salamandern (Ordnung Caudata) wurden die retinofugalen Projektionen, deren Entwicklung und tectale Weitererschaltung anatomisch untersucht. Die Darstellung der Verbindungen erfolgte mit dem antero- und retrograden Transport von Horseradish - Peroxidase (HRP). Bei einem Vergleich von verschiedenen Nachweismethoden war Diaminobenzidin neben o-Toluidin die einfachste, sicherste und sensitivste Methode sowohl bei Gefrierschnitten als auch im Whole mount. Ein wichtiger Punkt für einen qualitativ guten Nachweis war die Wahl der geeigneten Fixierung und von geeigneten Inkubationsmedien. Bei Larven erwies sich dabei eine andere Fixierung als die bei adulten Tieren angewandte als günstig.

Bei einem Vergleich der retinofugalen Projektionen zwischen verschiedenen Species der Familie Plethodontidae sind die Anfärbungen auf der kontralateralen Seite sehr ähnlich. Es zeigt sich eine ungefähr gleiche Organisation der Trakte, und nur kleinere Variationen in Lage und Größe der Neuropile sind zu erkennen. Bei allen Plethodontidae kann man drei Trakte unterscheiden: zum einen den basalen optischen Trakt, der weit aufgespalten in den basalen Bereich des Pedunkel zieht und dort das basale optische Neuropil ausbildet. Die Lage des basalen optischen Neuropils ist eines der Details, die auf der kontralateralen Seite variieren. Bei den meisten Species liegt es lateral, bei einigen wenigen zieht es weiter nach medial und liegt dann ventral unter dem Pedunkel. Der größte Trakt ist der marginale optische Trakt, der in das Tectum opticum projiziert. Im Diencephalon innerviert er das posteriore thalamische Neuropil sowie das Corpus Geniculatum Thalicum und Teile des Neuropil Bellonci pars lateralis. Der dritte und letzte Trakt ist der mediale optische Trakt, der ab dem rostralen Thalamus klar getrennt vom marginalen optischen Trakt nach caudal zieht. Im rostralen Thalamus innerviert er das Neuropil Bellonci pars medialis und das Neuropil Bellonci pars lateralis, von wo er als

feiner, distinkter Trakt nach caudal zum Uncinate Field zieht und von da entlang der Medianlinie in das Tectum opticum projiziert.

Auf der ipsilateralen Seite sind die Projektionen des medialen und des basalen optischen Traktes im Vergleich zwischen den einzelnen Species sehr ähnlich, die des marginalen optischen Traktes variieren dagegen erheblich. Der mediale optische Trakt ist bei allen Species deutlich anfärbt. Er zeigt eine bilateral nahezu gleiche Anfärbung. Der basale optische Trakt wird ipsilateral nur durch einzelne Fasern repräsentiert, die auch bei den tropischen Plethodontiden, mit allgemein starken ipsilateralen Projektionen, qualitativ nur einen geringen Anteil an der gesamten ipsilateralen Projektion darstellen.

Die Projektionen des marginalen optischen Traktes variieren von ganz schwach und auf das Diencephalon begrenzt, bis stark und zum caudalen Rand des Tectum opticum ziehend. Die Lage und Größe der diencephalen Projektionsgebiete ist dabei fast spiegelbildlich zur kontralateralen Seite. Die Projektionen im Tectum opticum sind dagegen auf distinkte Schichten, vor allem auf die unterste Schicht, begrenzt. Eine Trennung von ipsilateraler und kontralateraler Projektion tritt dabei aber nicht auf. Eine auf den ersten Augenschein vorhandene Korrelation zwischen dem Ausmaß der ipsilateralen Projektion und der Frontalität der Augen muß bei genauerer Betrachtung eingeschränkt werden.

Die zur exakteren Analyse der ipsilateralen retinofugalen Projektionen durchgeführten retinotopen Untersuchungen zeigen auf der kontralateralen Seite topische Projektionen im Di- und Mesencephalon. Eine Ausnahme stellen nur die Projektionen über den medialen und den basalen optischen Trakt dar. Die Projektionen auf der ipsilateralen Seite sind im Vergleich zur kontralateralen Projektion etwas deplaziert. Die stärksten ipsilateralen Anfärbungen resultieren aus Injektionen in den temporalen Retinaquadranten. Auch aus dem ventralen und dem dorsalen Retinaquadranten werden deutliche Anfärbungen gefunden, vor allem bei Species mit

starken ipsilateralen Projektionen. Der nasale Quadrant zeigt ipsilateral nahezu keine Anfärbungen. Die Anfärbungen im Tectum opticum sind auf distinkte Schichten beschränkt und sind von der Lage her fast spiegelbildlich zur kontralateralen Seite. Anfärbungen aus dem nasalen Quadranten fehlen gänzlich im Tectum opticum.

Die Untersuchungen zur Entwicklung der retinofugalen Projektionen wurden an *Triturus alpestris* durchgeführt. Die ersten angefärbten Fasern erreichen das Chiasma opticum während embryonaler Stadien. Die als erste einwachsenden Pionierfasern ziehen ohne erkennbare telodendritische Verzweigungen oder Kollaterale über das Diencephalon zum Tectum opticum. Während der Entwicklung dehnt sich das optische Projektionsgebiet von rostro- lateral nach caudo- medial aus.

Die Projektionsgebiete im Diencephalon, sowie zwei getrennte Trakte (medialer und marginaler optischer Trakt), sind erst während des Schlüpfens im rostralen Thalamus nachzuweisen. Die weitere Ausbildung der Projektionsgebiete im Thalamus ist gekoppelt mit der weiteren Entwicklung des medialen optischen Traktes und wurde erst kurz vor der Metamorphose abgeschlossen.

Einzelne Pionierfasern im basalen optischen Trakt sind wie im Tectum opticum schon embryonal nachzuweisen. Ein massives Projektionsgebiet wird aber erst nach dem Schlüpfen synchron zu den ersten retrograd gefüllten Neuronen des Nervus oculomotorius mit Beginn der Augenbewegungen angefärbt.

Eine kleine Zahl ipsilateraler Fasern wird ebenfalls schon embryonal angefärbt. Sie bleiben bis zur Metamorphose mit nur leicht vergrößerter Anzahl vorhanden. Erst zu Beginn der Metamorphose verstärken sich die ipsilateralen Projektionen, doch sind sie selbst drei Monate nach der Metamorphose nicht so ausgeprägt wie bei adulten Tieren.

Während der gesamten Entwicklung findet man "abnorme" Fasern, die in den kontralateralen optischen Nerv einwachsen, in das periventrikuläre Grau ziehen oder einen anderen atypischen Verlauf zeigen.

Die Untersuchungen der sekundären Weiterverschaltung wurden

bei *Salamandra salamandra* und *Bolitoglossa subpalmata* am größten retinofugalen Projektionsgebiet, dem Tectum opticum, durchgeführt. Bei den Injektionen wird unterschieden zwischen kleinen Injektionen, die in etwa auf die retinofugale Faserschicht begrenzt sind und großen, die die abführende Faserschicht und das periventriculäre Grau erfassen. Ipsilaterale tectale Afferenzen werden gefunden in der Formatio reticularis, dem Nucleus isthmi, dem dorsalen Tegmentum, dem Praetectum, dem dorsalen Thalamus, dem ventralen Thalamus und im Amygdala -Striatum -Komplex.

Bei einem Vergleich der verschiedenen Injektionsorte und ihrer Größe werden unterschiedliche Ergebnisse gefunden. Die Anfärbungen in der Formatio reticularis und in der Amygdala sind nur bei großen Injektionen nachzuweisen. Weiter werden topische Projektionen aus den verschiedenen Quadranten im dorsalen Thalamus gefunden, die auch bei kleinen Injektionen auftreten, sowie topische Projektionen im Nucleus isthmi, der ein deutlich angefärbtes Neuropil besitzt. Die Anfärbungen im ventralen Thalamus, dorsalen Thalamus und Praetectum sind vor allem bei großen Injektionen im rostralen Tectum opticum nachzuweisen.

Tectale Afferenzen auf der kontralateralen Seite werden gefunden in der Area octavo -lateralis, dem Nucleus isthmi, dem dorsalen Tegmentum, dem Tectum opticum und dem Praetectum. Die Anfärbungen in der Area octavo -lateralis zeigen sich nur bei großen Injektionen, vor allem im caudalen Bereich des Tectum opticum.

Als caudale Efferenzen werden zwei Trakte gefunden, die bei fast allen Injektionen angefärbt sind, der Traktus tecto-bulbaris rectus und der Traktus tecto-bulbaris cruciatus. Die beiden kreuzenden Trakte, der Tractus tecto-thalamicus cruciatus, sowie die Fasern in der Commissura tecti mesencephali sind bei fast allen Injektionen angefärbt. Die einzigen nach rostral ziehenden Fasern verlaufen im Faszikulus lateralis telencephali und sind nur bei großen Injektionen im rostralen Tectum opticum nachzuweisen.

6. Literaturliste

- Amemiya F (1983) Afferent connections to the tectum mesencephali in the hagfish *Eptatretus burgeri*: an HRP study. *J Hirnforsch* 24: 225-236
- Bass AH, Northcutt RG (1981a) Retinal recipient nuclei in the painted turtle, *Chrysemys picta*: An autoradiographic and HRP study. *J Comp Neurol* 199: 97-112
- Bass AH, Northcutt RG (1981b) Primary retinal targets in the atlantic loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*. *Cell Tissue Res* 218: 253-264
- Bate CM (1976) Pioneer neurons in an insect embryo. *Nature* 256: 54-56
- Bentley D, Keshian H (1982) Pioneer neurons and pathways in insect appendages. *TINS* 10: 354-358
- Bodick N, Levinthal C (1980) Growing optic nerve fibers follow neighbors during embryogenesis. *Proc Natl Acad Sci USA* 77: 4374 -4378
- Bohn RC, Stelzner DJ (1979) Aberrant retino- retinal pathway during early stages of regeneration in adult *Rana pipiens*. *Brain Res* 160: 139-144
- Bohn RC, Stelzner DJ (1981a) The aberrant retino- retinal projection during optic nerve regeneration in the frog. I. time course afformation and cells of origin. *J Comp Neurol* 196: 605-620
- Bohn RC und Stelzner DJ (1981b) II. anterograde labelling with horseradish peroxidase. *J Comp Neurol* 196: 621-632
- Bohn RC und Stelzner DJ (1981c) III. effects of crushing both nerves. *J Comp Neurol* 196: 633-643
- Bovaird JH, Ngo TT, Lenhoff HM (1982) Optimizing the o-phenyldiamine effects of phosphate and pH, substrate and enzyme concentrations, and stopping reagents. *Clinical Chemistry* 28: 2423-2426
- Bunt AH, Haschke RH (1978) Features of foreign proteins affecting their retrograde transport in axons of the visual system. *J Neurocyt* 7: 665-678

- Bunt SM, Lund RD (1981) Development of a transient retino-retinal pathway in hooded and albino rats. *Brain Res* 211: 309-404
- Bunt SM, Horder TJ (1983) Evidence for an orderly arrangement of optic axons within the optic nerves of the major nonmammalian vertebrate classes. *J Comp Neurol* 213: 94-114
- Caldwell JH, Berman N (1977) The central projections in the retina in *Necturus maculosus*. *J Comp Neurol* 171: 455-464
- Cima C, Grant P (1982) Development of the optic nerve in *Xenopus laevis* I. Early development and organization. *J Embryol exp Morphol* 72: 225-249
- Cole J, Dolin R, Fahrner K, Gallenson N, Hall J, Harris W (1982) Retinofugal pathways from albino eyes embryonically transplanted to normal and albino axolotls. *Develop Brain Res* 5: 346-349
- Compoint -Monmignaut C (1983) Organisation du Systeme visuel primaire de deux Rongeurs *Arvicola terrestris* et *Meriones shawi*. *J Hirnforsch* 24: 43-55
- Constantine -Paton M, Pitts EC, Reh TA (1983) The relationship between retinal axon ingrowth, terminal morphology and terminal patterning in the optic tectum of the frog. *J Comp Neurol* 218: 297-313
- Coulter JD, Sullivan MC, Ruda MA (1980) Lectins as markers for studies of neuronal connectivity. *Neurosci Abstr* 6: 339
- Cowan WM (1973) Neuronal death as a regulative mechanism in the control of cell number in the nervous system. In: Development and aging in the central nervous system. Rockstein (ed) Academic Press New York 19-41
- Cowan WM (1982) A synoptic view of the development of the vertebrate central nervous system. In: Repair and regeneration of the nervous system, Nicholls JG (ed) Dahlem Konferenzen, Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York, 7-24
- Crapon de Caprona M-D, Fritzsche B (1983) The development of

- the retinopetal nucleus olfacto-retinalis of two cichlid fish as revealed by horseradish peroxidase. *Develop Brain Res* 11: 281-301
- Currie J, Cowan WM (1974a) Some observations on the early development of the optic tectum in the frog (*Rana pipiens*), with special reference to the effects of early eye removal on mitotic activity in the larval tectum. *J Comp Neurol* 156: 123-142
- Currie J, Cowan WM (1974b) Evidence for the late development of the uncrossed retinothalamic projections in the frog, *Rana pipiens*. *Brain Res* 71: 133-139
- Currie J, Cowan WM (1975) The development of the retino-tectal projection in *Rana pipiens*: *Develop Biol* 46: 103-119
- Dann JF, Beazley LD (1982) The development of connections between the isthmic nucleus and the tectum in *Xenopus* and *Limnodystes* tadpoles. *Neurosci Lett* 33: 107-113
- Deschenes M, Landry P, Labelles A (1979) The comparative effectiveness of the brown and blue reaction for tracing neuronal processes of cells injected intracellularly with horseradish peroxidase. 12: 9-15
- Ebbesson SOE (1972) A proposal for a common nomenclature for some optic nuclei in vertebrates and the evidence for a common origin of such cell groups. *Brain Behav Evol* 6: 75-91
- Ebbesson SOE (1968) Retinal projections in two teleost fishes (*Opsanus tau* and *Gymnothorax funebris*). An experimental study with silver impregnation methods. *Brain Behav Evol* 1 134-154
- Ebbesson SOE, Vanegas H (1976) Projections of the optic tectum in two teleost species. *J Comp Neurol* 165: 161-180
- Edwards JL (1976) Spinal nerves and their bearing on salamander phylogeny. *J Morphol* 148: 305-328
- Edwards JS (1977) Pathfinding of arthropod sensory nerves. In: identified neurons and behavior of arthropods. Hoyle G, Graham (eds) Plenum Press, New York 483-495

- Ehrlich D, Morgan IG (1980) Kainic acid destroys displaced amacrine cells in post-hatched chicken retina. *Neurosci Lett* 17: 43-48
- Ekström P (1982) Retinofugal projections in the eel, *Anguilla anguilla* L. (Teleostei), visualized by the cobalt-filling technique. *Cell Tissue Res* 225: 507-524
- Elprana D, Wouterland FG, Alones VE (1980) A corticotectal projection in the lizard *Agama agama*. *Neurosci Lett* 18: 151-256
- Fawcett JW (1981) How axons grow down the *Xenopus* optic nerve *J Embryol exp Morphol* 65 219-233
- Fawcett JW, Gaze RM (1982) The retinotectal fibre pathways from normal and compound eyes in *Xenopus*. *J Embryol exp Morphol* 72: 19-37
- Ferguson JL, Mulvanny PJ, Brauth SE (1978) Distribution of neurons projecting to the retina of Caiman crocodilus. *Brain Behav Evol* 15: 294-306
- Fernald RD (1982) Retinal projections in the african cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. *J Comp Neurol* 206: 379-389
- Fiebig E, Ebbesson SOE, Meyer DL (1983) Afferent connections of the optic tectum in the piranha (*Serrasalmus nattereri*). *Cell Tissie Res* 231: 55-72
- Finkenstädt T, Ebbesson SOE, Ewert JP (1983) Projections to the midbrain tectum in *Salamandra salamandra* L. *Cell Tissue Res* 234: 39-55
- FitzGibbon T, Kerr L, Burke W (1983) Uptake of horseradish peroxidase by axons of passage and its modification by poly-L-ornithine and dimethylsulfoxide. *J Neurosci Meth* 7: 73-88
- Fraser SE (1979) Late LEO: A new system for the study of neuroplasticity in *Xenopus*. In: Developmental neurobiology of Vision. Freeman RD (ed) Plenum Press New York 319-329
- Fraser SE (1983) Fiber optic mapping of the *Xenopus* visual system: Shift in the retinotectal projection during development. *Develop Biol* 95: 505-511
- Freund TF, Somogyi P (1983) The section-golgi impregnation

- procedure. 1. Description of the method and its combination with histochemistry after intracellular iontophoresis or retrograde transport of horseradish peroxidase. *Neurosci* 9 463-474
- Friedlander MJ, Shermann SM (1981) Morphology of physiologically identified neurons. *TINS* 4: 211-214
- Frittsch B (1980) Retinal projections in european Salamandridae. *Cell Tissue Res* 213: 325-341
- Frittsch B, Himstedt W (1980) Anatomy of visual afferents in salamander brain. *Naturwissenschaften* 67: 203
- Frittsch B, Himstedt W (1981) Pretectal neurons project to the salamander retina. *Neurosci Lett* 24: 13-17
- Frost DO, So K-F, Schneider GE (1979) Postnatal development of retinal projections in syrian hamster: A study using autoradiographic and anterograde degeneration techniques. *Neurosci* 4: 16-49
- Fujisawa H, Watanabe K, Tani N, Ibata Y (1981a) Retinotopic analysis of fiber pathways in amphibians. I. The adult newt *Cynops pyrrhogaster* *Brain Res* 206: 9-20
- Fujisawa H, Watanabe K, Tani N, Ibata Y (1981b) Retinotopic analysis of fiber Pathways in amphibians. II. The frog *Rana pipiens* *Brain Res* 206: 21-26
- Gaupp E (1899) Anatomie des Frosches 2. Abt. In Ecker und Wiedersheim. Vieweg, Braunschweig
- Gaze RM, Keating MJ, Chung SH (1974) The evolution of the retinotectal map during development in *Xenopus*. *Proc Roy Soc Lond* 185: 301-330
- Gaze RM, Feldman JD, Cooke J, Chung S-H (1979) The orientation of the visuotectal map in *Xenopus*: developmental aspects. *J Embryol exp Morphol* 53: 39-66
- Giorgi PP, Zahnd J (1978) Anterograde and retrograde transport of horseradish peroxidase isoenzymes in the retino- tectal fibres of *Xenopus* larvae. *Neurosci Lett* 10: 109-114
- Glaesner L (1925) Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (*Molge vulgaris*). Fischer Jena

- Glückson S (1931) Äußere Entwicklung der Extremitäten und Stadieneinteilung der Larvalperiode von *Triton taeniatum* Leyd. und *Triton cristatus* Laur.
- Graham RC, Karnovsky MJ (1966) The early stages of absorption of injected horseradish peroxidase in the proximal tubules of mouse kidney: Ultrastructural correlates by a new technique. *J Histochem Cytochem* 14: 291-299
- Grant P, Rubin E (1980) Ontogeny of the retina and optic nerve in *Xenopus laevis*. II. Ontogeny of the optic fiber pattern in the retina *J Comp Neurol* 189: 671-698
- Grant P, Rubin E, Cima C (1980) Ontogeny of the retina and optic nerve in *Xenopus laevis*. I. Stages in the early development of the retina. *J Comp Neurol* 189: 593-613
- Graybiel AM (1975) Anatomical organization of retinotectal afferents in the cat: An autoradiographic study. *Brain Res* 96: 1-23
- Grobstein P, Comer C, Hollyday M, Steven MA (1978) A crossed isthmo-tectal projection in *Rana pipiens* and its involvement in the ipsilateral visuotectal projection. *Brain Res* 156: 117-123
- Grobstein P, Comer C (1983) The nucleus isthmi as an intertectal relay for the ipsilateral oculotectal projection in the frog, *Rana pipiens*. *J Comp Neurol* 217: 54-74
- Grover BG, Sharma SC (1979) Tectal projections in the goldfish (*Carassius auratus*): A degeneration study. *J Comp Neurol* 184: 435-454
- Grover BG, Sharma SC (1981) Organization of extrinsic tectal connections in goldfish (*Carassius auratus*). *J Comp Neurol* 196: 471-488
- Gruberg ER (1972) Optic fiber projections of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum*. *J. Hirnforsch* 14: 399-411
- Gruberg ER, Solish SP (1978) The relationship of a monoamine fiber system to a somatosensory tectal projection in the salamander *Ambystoma tigrinum*. *J Morphol* 157: 137-150

- Gruberg ER, Udin SB (1978) Topographic projections between the nucleus isthmi and the tectum of the frog *Rana pipiens*. *J Comp Neurol* 179: 487-500
- Gruberg ER, Lettvin JY (1980) Anatomy and physiology of a binocular system in the frog *Rana pipiens*. *Brain Res* 192: 313-325
- Gruberg ER, Harris WA (1981) The serotonergic somatosensory projection to the tectum of normal and eyeless salamanders. *J Comp Morphol* 170: 55-69
- Grunwald W (1981) Neuroanatomische Untersuchungen zum Aufbau des Tectum opticum bei lungenlosen Salamandern (Plethodontidae). Diplomarbeit an der Universität Bremen
- Guillery RW, Updyke BV (1976) Retinofugal pathways in normal and albino axolotls. *Brain Res* 109: 235-244
- Hajdu F, Hassler R, Wagner A (1982) The distribution of crossed and uncrossed optic fibers in the different layers of the lateral geniculate nucleus in the tree shrew (*Tupaia glis*). *Anat Embryol* 164: 1-8
- Harris WA (1980a) The effects of eliminating impulse activity on the development of the retinotectal projection in salamanders. *J Comp Neurol* 194: 303-317
- Harris WA (1980b) Regions of the brain influencing the projection of developing optic tracts in the salamander. *J Comp Neurol* 194: 319-333
- Herrick JC (1941) Development of the optic nerves of amblystoma. *J Comp Neurol* 74: 473-534
- Herrick JC (1948) The brain of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum*. The University of Chicago Press, Chicago
- Himstedt W. (1967) Experimentelle Analyse der optischen Sinnesleistung im Beutefangverhalten der einheimischen Urodelen. *Zol Jb Physiol* 73: 281-320
- Himstedt W. Roth (1980) Neuronal responses in the tectum opticum of *Salamandra* to visual prey stimuli. *J Comp Physiol* 135: 251-257
- Holt CE, Harris WA (1983) Order in the initial retinotectal map in *Xenopus*: a new technique for labelling growing nerve fibres. *Nature* 301: 150-152

- Horder TJ, Martin KAC (1978) Morphogenetics as an alternative to chemospecificity in the formation of nerve connections. *Symp Soc Exp Biol* 32: 275-358
- Hubel DH (1975) An autoradiographic study of the retino-cortical projections in the tree shrew (*Tupaia glis*). *Brain Res* 96: 41-50
- Hubel DH, Le Vay S, Wiesel TN (1975) Mode of termination of retinotectal fibers in macaque monkey: An autoradiographic study. *Brain Res* 96: 25-40
- Ingham CA, Güldner F-H (1980) Constant occurrence of an ipsilateral retino- tectal projection in the axolotl (*Ambystoma mexicanum*) revealed by horseradish peroxidase tracing. *Neurosci Lett* 17: 17-22
- Itaya SK, Willams TH, Engel EI (1978) Anterograde transport of horseradish peroxidase enhanced by poly-L-ornithine. *Brain Res* 150: 170-176
- Itaya SK, van Hoesen GW (1982) WGA- HRP as a transneuronal marker in the visual pathways of monkey and rat. *Brain Res* 236: 199-204
- Itaya SK, van Hoesen GW (1983) Retinal axons to the medial terminal nucleus of the accessory optic system in old world monkeys. *Brain Res* 269: 361-364
- Ito H, Tanaka H, Sakamoto N, Morita Y (1981) Isthmic afferent neurons identified by the retrograde HRP method in a teleost, *Navodon modestus*. *Brain Res* 207: 163-169
- Ito H, Sakamoto N, Takatsuji K (1982) Cytoarchitecture, fiber connections, and ultrastructure of nucleus isthmi in a teleost (*Navodon modestus*). With special reference to degenerating isthmic afferents from optic tectum and nucleus pretectalis. *J Comp Neurol* 205: 299-311
- Jackway IS, Riss W (1972) Retinal projections in the tiger salamander *Ambystoma tigrinum*. *Brain Behav Evol* 5: 401-442
- Jacobson M (1978) Developmental neurobiology. Plenum Press, New York, London
- Jen LS, So K -F, Yew DT, Lee M (1983a) An autoradiographic

- study of the retinofugal projections in the shark, *Hemiscyllium plagiosum*. Brain Res 274: 135-139
- Jen LS, So K -F, Chang A -B (1983b) An anterograde HRP study of the retinotectal pathways in albino and pigmented guinea pigs. Brain Res 263: 331-335
- Jeserich G (1982) Ingrowth of optic nerve fibers and onset of myelin ensheatment in the optic tectum of the trout (*Salmo gairdneri*). Cell Tissue Res 227: 201-211
- Katz MJ, Lasek RJ (1979) Substrate pathways which guide growing axons in *Xenopus* embryos. J Comp Neurol 183: 817-832
- Katz MJ, Grenander U (1982) Developmental matching and the numerical matching hypothesis for neuronal cell death. J theor Biol 98: 501-517
- Kennard C (1981) Factors involved in the development of ipsilateral retinothalamic projections in *Xenopus laevis*. J Embryol exp Morphol 65. 199-217
- Kennedy MC, Robinson (1977) Retinal projections in larval, transforming and adult sea lamprey, *Petromyzon marinus*. J Comp Neurol 171: 465-480
- Knapp H, Kang DS (1968a) The visual pathways of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). Brain Behav Evol 1: 19-42
- Knapp H, Kang DS (1968b) The retinal projections of the side-necked turtle (*Podocnemis unifilis*) with some notes on the possible origin of the pars dorsalis of the lateral geniculate body. Brain Behav Evol 1: 369-404
- Knight FCE (1938) Die Entwicklung von *Triton alpestris* bei verschiedenen Temperaturen, mit Normentafel. Wilhelm Roux Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. 137: 461-473
- Kokoros JJ, Northcutt RG (1977) Efferents of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum tigrinum* (Green) J Comp Neurol 173: 613-628
- Kollros JJ (1982) Peripheral control of midbrain mitotic activity in the frog. J Comp Neurol 205: 171-178

- Kosareva AA (1980) Retinal projections in lamprey (*Lampetra fluviatilis*). *J Hirnforsch* 21: 243-256
- Krayanek S, Goldberg S (1981) Oriented extracellular channels and axonal guidance in the embryonic chick retina. *Develop Biol* 84: 41-50
- Kristensson K, Olsson Y, Sjöstrand J (1971) Axonal uptake and retrograde transport of exogenous proteins in the hypoglossal nerve. *Brain Res* 32: 399-406
- Kristensson K, Olsson Y (1974) Retrograde transport of horseradish peroxidase in transected axons. 1. Time relationship between transport and induction of chromatolysis. *Brain Res* 79: 101-109
- Kuhlenbeck H (1973) The central nervous system of vertebrates Vol. 4, Spinal cord and deuteroencephalon. S Karger (ed) Basel
- Kusunoki T, Amemiya F (1983) Retinal projection in the hagfish, *Eptatretus burgeri*. *Brain Res* 262: 295-298
- Laemle LK (1968) Retinal projections of *Tupaia glis*. *Brain Behav Evol* 1: 473-499
- Land PW, Lund RD (1979) Development of the rat's uncrossed retinotectal pathway and its relation to plasticity studies. *Science* 17 205: 698-700
- Larsell O (1967) The comparative anatomy and histology of the cerebellum from myxinooids through birds. Jansen J (ed) University of Minnesota Press, Minneapolis
- LaVail JH, LaVail MM (1972) Retrograde axonal transport in the central nervous system. *Science* 176: 1416-1417
- Lázár G (1971) The projection of the retinal quadrants on the optic centers in the frog. *Acta Morphologica Acad Sci Hung* 19: 325-334
- Lázár G (1973) Role of the accessory optic system in the optokinetic nystagmus of the frog. *Brain Behav Evol* 5: 443-334
- Lázár G (1978) Application of the cobalt filling technique to show retinal projections in the frog. *Neurosci* 3: 725-737

- Lázár G, Toth P, Csank G, Kicliter E (1983) Morphology and location of tectal projection neurons in frogs: a study with HRP and Cobalt- filling. *J Comp Neurol* 215: 108-120
- Levine RL (1980) An autoradiographic study of the retinal projections in *Xenopus laevis* with comparison to rana. *J Comp Neurol* 189: 1-29
- Linke R (1984) Vergleichende Untersuchungen der Augen von lungenlosen Salamandern (Fam. Plethodontidae). Universität Bremen
- Lipp HP, Schwegler H (1980) Increased labelling of the brain structures after injection of HRP dissolved in a nonionic detergent (Nonidet P 40). *Neurosci Lett* 5: 196
- Lombard RE, Wake DB (1977) Tongue evolution in the lungless salamanders, family Plethodontidae. II. Funktion and evolutionary diversity. *J Morphol* 153: 39-80
- Luiten PGM (1981a) Afferent and efferent connections of the optic tectum in the carp (*Cyprinus carpio* L.). *Brain Res* 220:51-65
- Luiten PGM (1981b) Two visual pathways to the telencephalon in the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*). I. Retinal projections. *J Comp Neurol* 196: 531-538
- Lund RD, Land PW, Boles J (1980) Normal and abnormal uncrossed retinotectal pathways in rats: An HRP study in adults. *J Comp Neurol* 189: 711-720
- Malmgren L, Olsson Y (1978) A sensitive method for histochemical demonstration of horseradish peroxidase in neurons following retrograde axonal transport. *Brain Res* 148: 279-294
- Manteuffel G (1979) Transition of optomotor behavior to fixation in the crested newt. *Zool Jb Physiol* 83: 526-539
- Mesulam M-M, (1976) The blue reaction product in horseradish peroxidase neurohistochemistry: Incubation parameters and visibility. *J Histochem Cytochem* 24: 1273-1280
- Mesulam M-M (1978) Tetramethyl -benzidine for horseradish

- peroxidase neurohistochemistry: a non-carcinogenic blue reaction-product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents. *J Histochem Cytochem* 26: 106-117
- Mesulam M-M, Rosene DL (1979) Sensitivity in horseradish peroxidase neurohistochemistry: A comparative and quantitative study of nine methods. *J Histochem Cytochem* 27: 763-773
- Meyer DL, Ebbesson SOE (1981) Retinofugal and retinopetal connections in the upside-down catfish (*Synodontis nigriventris*). *Cell Tissue Res* 218: 389-401
- Meyer DL, Fiebig E, Ebbesson SOE (1981) A note on the reciprocal connections between the retina and the brain in the puffer fish *Tetradon fluviatilis*. *Neurosci Lett* 23: 111-115
- Meyer DL, Gewerzhagen K, Fiebig E, Ahlswede F, Ebbesson SOE (1983) An isthmö optic system in a bony fish. *Cell Tissue Res* 231: 129-133
- Meyer RL (1979) "Extra " optic fibers exclude normal optic fibers from tectal regions in goldfish. *J Comp Neurol* 183: 883-902
- Meyer RL (1983) The growth and formation of ocular dominance columns by deflected optic fibers in goldfish. *Develop Brain Res* 6: 279-291
- Montgomery N, Fite KV, Bengston L (1981) The accessory optic system in *Rana pipiens*: Neuroanatomical connections and intrinsic organization. *J Comp Neurol* 203: 595-612
- Mower GD, Burchfiel JL, Duffy FH (1981) The effects of dark-rearing on the development and plasticity of the lateral geniculate nucleus. *Develop Brain Res* 1: 418-424
- Münz H, Claas B (1981) Centrifugal innervation of the retina in cichlid and poeclid fishes. A horseradish peroxidase study. *Neurosci Lett* 22: 223-226
- Murray M (1977) Delayed regeneration of the retino-diencephalic projection in the goldfish, *Carassius auratus*. *Brain Res* 125: 149-153

- Murray M, Edwards MA (1982) A quantitative study of the reinnervation of the goldfish optic tectum following optic nerve crush. *J Comp Neurol* 209: 363-373
- Murray M, Sharma S, Edwards MA (1982) Target regulation of synaptic number in the compressed retinotectal projection of goldfish. *J Comp Neurol* 209: 374-385
- Northcutt RG (1977) Retinofugal projections in the lepidosirenid lungfishes. *J Comp Neurol* 174: 553-574
- Northcutt RG (1978) Brain organisation in the cartilaginous fishes. In: *Sensory biology of sharks, skates and rays*. Hodges ES, Mathewson RF (eds) Office of Naval Research, Department of the Navy, Arlington, 117-193
- Northcutt RG, (1979) Retinofugal pathways in fetal and adult spiny dogfish. *Brain Res* 162: 219-230
- Northcutt RG, (1980) Retinal projections in the Australian lungfish. *Brain Res* 185: 85-90
- Northcutt RG (1982) Location of neurons afferent to the optic tectum in longnose gar. *J Comp Neurol* 204: 525-335
- Northcutt RG, Butler AB (1974) Evolution of reptilian visual systems: retinal projections in a nocturnal lizard, *Gecko gecko* (Linnaeus). *J Comp Neurol* 157: 453-466
- Northcutt RG, Butler AB (1976) Retinofugal pathways in the longnose gar *Lepisosteus osseus* (Linnaeus). *J Comp Neurol* 166: 1-16
- Northcutt RG, Wathey JC (1980) Guitarfish possess ipsilateral as well as contralateral retinofugal projections. *Neurosci Lett* 20: 237-242
- Olsson Y, Malmgren LT (1980) Axonal uptake of horseradish peroxidase isoenzymes during Wallerian degeneration. *Neurosci Lett* 20: 135-140
- Olsson Y, Arvidson B, Hartman M, Pettersson A, Tengvar C (1983) Horseradish peroxidase histochemistry. A comparison between various methods used for identifying neurons labelled by retrograde axonal transport. *J Neurosci Meth* 7: 49-59
- Opdam P, Nieuwehuys R (1976) Topological analysis of the

- brain stem of the axolotl *Ambystoma mexicanum*. *J Comp Neurol* 165: 285-306
- Orkand RK, Orkand PM, Tang C-M (1981) Membrane properties of neuroglia in the optic nerve of necturus. *J exp Biol* 95: 49-59
- Pearse AGE (1972) *Histochemistry / Vol II*. Churchill, Livingstone, Edinburgh, London, New York
- Perry VH, Linden R (1982) Evidence for dendritic competition in the developing retina. *Nature* 297: 683-685
- Peterson GM, Moore RY (1980) Selective effects of kainic acid on diencephalic neurons. *Brain Res* 202: 165-182
- Pilgrim AJ (1981) A method for the demonstration of nerve fibres and terminals in goldfish tectal whole mounts. *Proc Royal Soc London* 317: 14P
- Poli A, Migani P, Cristini G, Bissoli R, Constestabile (1981) Kainic acid neurotoxicity does not depend on intact retinal input in the goldfish optic tectum. *Brain Res* 222: 277-284
- Prasada Rao PD, Sharma SC (1982) Retinofugal pathways in juvenile and adult channel catfish, *Ictalurus (Ameiurus) punctatus*: An HRP and autoradiographic study. *J Comp Neurol* 210: 37-48
- Rager G (1980) Die Ontogenese der retinotopen Projektion. Beobachtung und Reflexion. *Naturwissenschaften* 67: 280-287
- Rager G (1983) Structural analysis of fiber organization during development. In: Molecular and cellular interactions underlying higher brain functions, Changeux J-P, Glowinski J, Imbert M, Bloom FE (eds) *Progress in Brain Research* 58: 313-319, Science Publishers Elsevier
- Rakic P (1981) Neuronal -glial interaction during brain development. *TINS* 4: 184-187
- Reperant J, Rio JP, Miceli D, Amouzo M, Peyrichoux J (1981) The retinofugal pathways in the primitive african bony fish *Polypterus senegalus* (Cuvier, 1829). *Brain Res* 217: 225-243
- Reperant J, Vesselkin NP, Kenigfest NB, Miceli D, Rio JP

- (1982a) Bidirectional axonal and transcellular transport of (³H) adenosine from the lamprey retina Brain Res 246: 305-310
- Reperant J, Vesselkin NP, Ermakova TV, Rustamov EK, Rio JP, Palatnikov GK, Peyrichoux J, Kasimov RV (1982b) The retinofugal pathways in a primitive actinopterygian, the chondrosteian *Acipenser güldenstädti*. An experimental study using degeneration, radioautographic and HRP methods. Brain Res 251: 1-23
- Rettig G, Fritzsche B, Himstedt W (1981) Development of retinofugal neuropil areas in the brain of the alpine newt, *Triturus alpestris*. Anat Embryol 162: 163-171
- Rettig G, Roth G (1982) Afferent visual projections in three species of lungless salamanders (Family Plethodontidae). Neurosci Lett 31 (1982) 221- 224
- Rhoades RW, Fish RS, Voneida TJ (1981) Anatomical and electrophysiological demonstration of tectotectal pathway in the golden hamster. Neurosci Lett 21: 255-260
- Rodiek RW (1979) Visual pathways. Ann Rev Neurosci 2: 193-225
- Rogers RC, Liholtz LA, Ebly EM (1982) Nonidet P 40 and the retrograde transport of horseradish peroxidase in undamaged visceral nerves. Brain Res 8: 775-776
- Roldon et al. (1983) Parabigeminal projections to the superior culliculus in the cat. Brain Res 280: 1-13
- Romeis B (1968) Mikroskopische Technik. Oldenbourg Verlag München, Wien
- Roth G (1982) Responses in the optic tectum of the salamander *Hydromantes italicus* to moving prey stimuli. Exp Brain Res 45: 386-392
- Roth G, Wake DB, Wake MH, Rettig G (1984) Distribution of motor nuclei of accessory and hypoglossal nerves in the hindbrain and spinal cord of lungless salamanders, family Plethodontidae. Neurosci Lett (im Druck)
- Roth G, Grunwald W, Linke R, Rettig G, Rottluff B (1984) Evolutionary patterns in the visual system of lungless

- salamanders (fam. Plethodontidae). Arch Biol Med Exp (im Druck)
- Rottluff B (1984) Diplomarbeit Universität Bremen (in Vorbereitung)
- Rubinson K (1968) Projections of the tectum opticum of the frog. Brain Behav Evol 1: 529-561
- Sanderson KJ, Dixon PG, Pearson LJ (1982) Postnatal development of retinal projection in the brushtailed possum *Trichosurus vulpecula*. Develop Brain Res 5: 161-180
- Scalia F (1976) The optic pathways of the frog: nuclear organisation and connections. In frog neurobiology, Linas R, Precht W (eds) Springer Verlag New York, 811-855
- Scalia F, Knapp H, Halpern M, Riss W, (1968) New observations on the retinal projection in the frog. Brain Behav Evol 1: 324-353
- Scalia F, Colman DR (1974) Aspects of the central projection of the optic nerve in the frog as revealed by anterograde migration of horseradish peroxidase. Brain Res 79: 496-504
- Scalia F, Fite K (1974) A retinotopic analysis of the central connections of the optic nerve in the frog. J Comp Neurol 158: 455-478
- Schmidt JT (1977) Retinal fibers alter tectal positional markers during the expansion of the half retinal projection in goldfish. J Comp Neurol 177: 279-300
- Schmidt JT, Edwards DL (1983) Activity sharpens the map during regeneration of the retinotectal projection in goldfish. Brain Res 269: 29-39
- Schneider GE (1973) Early lesions of superior culliculus: factors affecting the formation of abnormal retinal projections. Brain Behav Evol 8: 73-109
- Schober W (1964) Vergleichend- anatomische Untersuchungen am Gehirn der Larven und adulten Tiere von *Lampetra fluviatilis* (Linne, 1758) und *Lampetra planeri* (Bloch, 1784). J Hirnforsch 7: 9-211
- Scholes JH (1979) Nerve fibre topography in the retinal pro-

- jection to the tectum. *Nature* 278: 620-624
- Schwarz R, Coulter (1977) Kainic acid: neurotoxic effects of intraocular injection. *Invest Ophthalmol* 16: 141-148
- Scott TM (1974) The development of the retino-tectal projection in *Xenopus laevis*: an autoradiographic and degeneration study. *J Embryol exp Morphol* 31: 409-414
- Silver J, Brand S (1979) A route for direct retinal input to the preoptic hypothalamus: Dendritic projections into the optic chiasm. *Am J Anat* 155: 391-402
- Silver J, Sidman RL (1980) A mechanism for the guidance and topographic patterning of retinal ganglion cell axons. *J Comp Neurol* 189: 101-111
- Silver J, Sapiro J (1981) Axonal guidance during development of the optic nerve: the role of pigmented epithelia and other extrinsic factors. *J Comp Neurol* 202: 521-538
- Silver J, Lorenz SE, Wahlstein D, Coughlin J (1982) Axonal guidance during development of the great cerebral commissures: Descriptive and experimental studies, in Vivo, on the role of preformed glial pathways. *J Comp Neurol* 210: 10-29
- Singer M, Nordlander RH, Egars M (1979) Axonal guidance during embryogenesis and regeneration in the spinal cord of the newt: the blue print hypothesis of neuronal pathway patterning. *J Comp Neurol* 185: 1-22
- Sivak JG, Warburg MR (1980) Optical metamorphosis of the eye of *Salamandra salamandra*. *Can J Zool* 58: 2059-2064
- Skopal M (1981) Untersuchungen zur retinotopen Projektion bei *Triturus alpestris*. Examensarbeit, Technische Hochschule Darmstadt.
- Smeets WJAJ (1981a) Retinofugal pathways in two chondrichthyans, the shark *Scyliorhinus canicula* and the ray *Raja clavata*. *J Comp Neurol* 195: 1-12
- Smeets WJAJ (1981b) Efferent tectal pathways in two chondrichthyans, the shark *Scyliorhinus canicula* and the ray *Raja clavata* *J Comp Neurol* 195: 13-23
- Smeets WJAJ (1982) The afferent connections of the tectum

- mesencephali in two chondrichthyans, the shark *Scyliorhinus canicula* and the ray *Raja clavata*. *J Comp Neurol* 205: 139-152
- So K-F, Jen LS (1982) Visual callosal, corticotectal and corticogeniculate projections in golden hamsters. *Brain Behav Evol* 21: 125-136
- Somogyi P, Hodgson AJ, Smith AD (1979) An approach to tracing neuron network in the cerebral cortex and basal ganglia. Combination of Golgi staining, retrograde transport of horseradish peroxidase and anterograde degeneration of synaptic buttons in the same material. *Neurosci* 4: 1805-1852
- Sperry RW (1944) Optic nerve regeneration with return of vision in anurans. *J Neurophysiol* 7: 57-69
- Springer AD (1981) Normal and abnormal retinal projection following the crush of one optic nerve in goldfish (*Carrassius auratus*). *J Comp Neurol* 199: 87-95
- Springer AD (1983) Centrifugal innervation of the goldfish retina from ganglion cells of the Nervus terminalis. *J Comp Neurol* 214: 404-415
- Springer AD, Landreth GE (1977) Direct ipsilateral retinal projections in goldfish (*Caraussius auratus*). *Brain Res* 124: 533-537
- Steedman JG, Stirling RV, Gaze RM (1979) The central pathways of optic fibres in *Xenopus* tadpoles. *J Embryol exp Morphol* 50: 199-215
- Steindler DA (1982) Differences in the labelling of axons of passage by wheat germ agglutinine after uptake by cut peripheral nerve versus injections within the central nervous system. *Bran Res* 250: 159-167
- Stelzner DJ, Bohn RC, Strauss JA (1981) Expansion of the ipsilateral retinal projection in the frog brain during optic nerve regeneration: sequence of reinnervation and retinotopic organization. *J Comp Neurol* 201: 299-317
- Stirling RV, Brändle K (1982) Expansion of the visual projection to the tectum of axolotls during metamorpho-

- sis. Develop Brain Res 5: 343-345
- Straznicky K, Gaze RM (1972) The development of the tectum in *Xenopus laevis*: an autoradiographic study: J Embryol exp Morphol 28: 87-115
- Takasuji K, Ito H, Masai H, (1983) Ipsilateral retinal projections in japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. Brain Res Bull 10: 53-56
- Tay D, Straznicky C (1982) The development of the diencephalon in *Xenopus*: Anat Embryol 163: 371-388
- Torrealba F, Guillery RW, Eysel U, Polley EH, Mason CA (1982) Studies of retinal representations within the cat's optic tract J Comp Neurol 211: 377-396
- Trojanowski JQ, Gonatas JO, Gonatas NK (1982) Horseradish peroxidase (HRP) conjugates of cholera toxin and lectins are more sensitive retrogradely transported markers than free HRP. Brain Res 231: 33-50
- Trojanowski JQ, Gonatas NK (1983) A morphometric study of the endocytosis of wheat germ agglutinin- horseradish peroxidase conjugates by retinal ganglion cells in the rat. Brain Res 272: 201-210
- Turner JE, Singer M (1974) The ultrastructure of Wallerian degeneration in the severed optic nerve of the newt (*Triturus viridescens*). Anat Rec 181: 267-286
- Udin SB (1977) Rearrangement of the retinotectal projection in *Rana pipiens* after unilateral caudal half -tectum ablation. J Comp Neurol 173: 561-582
- Udin SB (1978) Permanent disorganization of the regenerating optic tract in frog. Exp Neurol 58: 455-470
- Udin SB, (1983) Abnormal visual input leads to development of abnormal axon trajectories in frogs. Nature 301: 336-338
- Vesselkin NP, Ermakova TV, Reperant J, Kosareva AA, Kenigfest NB (1980) The retinofugal and retinopetal systems in *Lampetra fluviatilis*. An experimental study using radioautographic and HRP methods. Brain Res 195: 453-460
- Wake DB (1966) Comparative osteology and evolution of the

- lungless salamanders, Family Plethodontidae. Memoirs of the southern California Academy of science 4: 1-111
- Wan X-CS, Trojanowski JQ, Gonatas JO (1982) Cholera toxin and wheat germ agglutinin conjugates as neuroanatomical probes: Their uptake and clearance, transganglionic and retrograde transport and sensitivity. Brain Res 243: 215-224
- Wang S-R, Yan K, Wang Y-T, Jiang S-Y, Wang X-S (1981) Neuroanatomy and electrophysiology of the lacertilian nucleus isthmi Brain Res. 275:
- Welker E, Hoogland PV, Lohman AHM (1983) Tectal connections in Python reticulatus. J Comp Neurol 220: 347-354
- West JR, Black AC (1979) Enhancing the anterograde movement of HRP to label neuronal projections. Neurosci Lett 12: 35-40
- Wilczynski W, Northcutt RG (1977) Afferents to the optic tectum of the leopard frog: An HRP study. J Comp Neurol 173: 219-230
- Wilczynski W, Zakon H (1982) Transcellular transfer of HRP in the amphibian visual system. Brain Res 239: 29-40
- Wilczynski W, Northcutt RG (1983a) Connections of the bullfrog striatum: afferent organization. J Comp Neurol 214: 321-332
- Wilczynski W, Northcutt RG (1983b) Connections of the bullfrog striatum: efferent projections. J Comp Neurol 214: 333-343
- Yamadori T, Yamauchi K-E (1981) Uncrossed retinal fibers terminating in the superior colliculus of the albino rat. Neurosci Lett 22: 11-15
- Yamadori T, Yamauchi K-E (1983) An experimental anatomical study on the optic nerve fibers in the rat: Courses of the accessory optic tract. Brain Res 269: 41-46

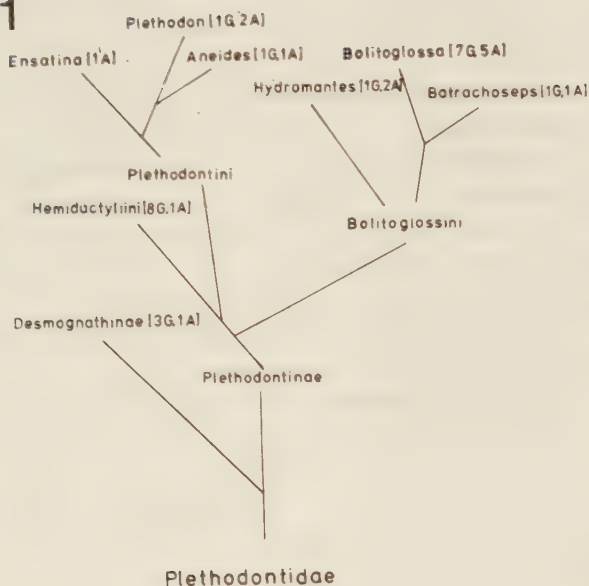
7. ANHANG

Abkürzungen

Amg	= Amygdala	l	= lateral
aol	= Area octavo lateralis	L	= Linse
B	= Nucleus Bellonci	LLC	= Lobullus lateralis cerebelli
BON	= basales optisches Neuropil	LM	= Lemniscus -System
BOT	= basaler optischer Trakt	lPal	= laterales Pallium
c	= caudal	MaOT	= marginaler optischer Trakt
CA	= Commissura anterior	MaOTl	= "-" pars lateralis
Cb	= Cerebellum	MaOTm	= "-" pars medialis
CC	= Corpus cerebellum	Med	= Medulla
CGT,C	= Corpus Geniculatum Thalamicum	MeOT	= medialer optischer Trakt
CHip	= Commissura hippocampi	n	= nasal
CNO	= kontralateraler Nervus opticus	N	= Nasaler Retina- quadrant
CO	= Chiasma opticum	NB	= Neuropil Bellonci
CP	= Commissura posterior	NBl	= Neuropil Bellonci pars lateralis
CPO	= Commissura post optica	NBm	= Neuropil Bellonci pars medialis
CTub	= Commissura tuberculi	NI	= Nucleus isthmi
D	= dorsaler Retina- quadrant	NMV	= Nucleus mesencepha- licus V
d	= dorsal	NNI	= Neuropil des Nucleus isthmi
dPal	= dorsales Pallium	NO	= Nervus Opticus
dTeg	= dorsales Tegmentum	NT	= Neuropil des Nervus Trigeminus
dTh	= dorsaler Thalamus	OT	= optischer Trakt
eTh	= eminencia thalamicum	P	= posteriores thala- misches Neuropil
FR	= Formatio reticularis	Ped	= Pedunkel
Hab	= Habenula	PO	= Nucleus Praeopticus
Hy	= Hypothalamus	PT	= Praetectum
Inf	= Infundibulum		
Inj	= Injektion		
lTh	= Intercalaris thalami		

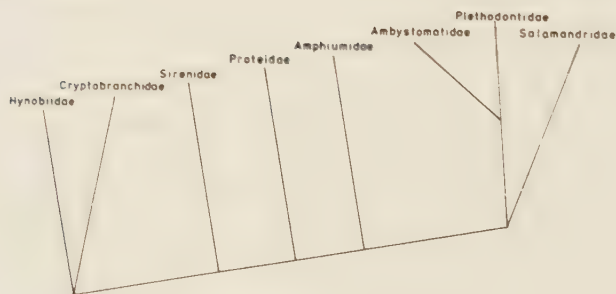
r	= rostral	Ter	= Terminalis Projektion
RN	= rostrales Neuropil	TO	= Tectum opticum
RGZ	= Retina -Ganglien- zellschicht	TThc	= Tractus tecto- thalamicus cruciatus
sm	= Sulcus medialis thalami	TThr	= Tractus tecto- thalamicus rectus
sv	= Sulcus ventralis thalami	UF,U	= Uncinate Field
T	= temporaler Retina- quadrant	v	= ventral
TBc	= Tractus tecto- bulbaris cruciatus	V	= ventraler Retina- quadrant
TBr	= Traktus tecto- bulbaris rectus	vCom	= ventrale Commissur der Medulla oblon- gata
TegI	= Tegmentum isthmi	vTh	= ventraler Thalamus
TegV	= Tegmentum trigemini		
Tel	= Telencephalon		

1



2

Caudata



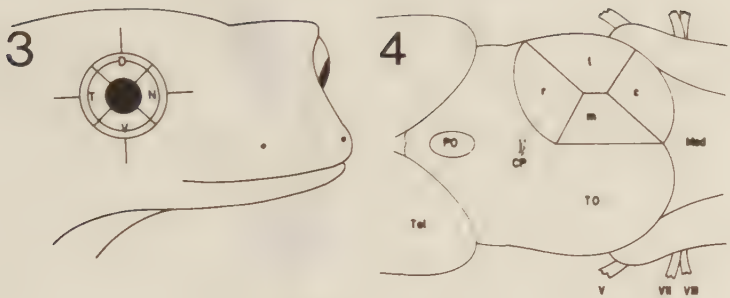
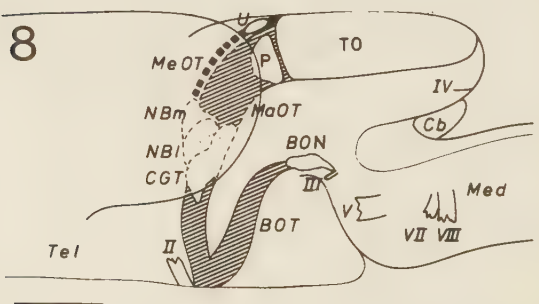
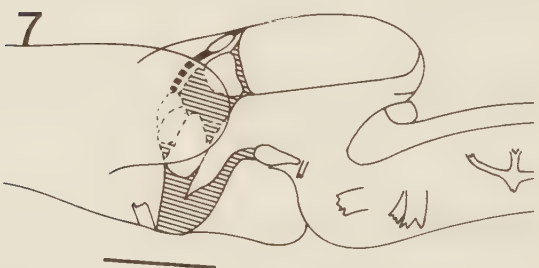
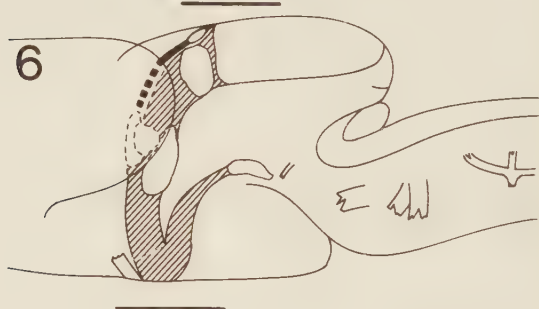


Abbildung 1.) Stammbaum der Familie Plethodontidae nach Wake (1966)

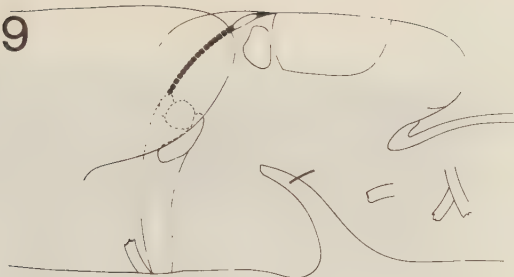
Abbildung 2.) Stammbaum der Ordnung Caudata nach Edwards (1976)

Abbildung 3.) Zeichnung eines Salamanderkopfes, in dem die Einteilung des Auges in vier Retinaquadranten dargestellt ist.

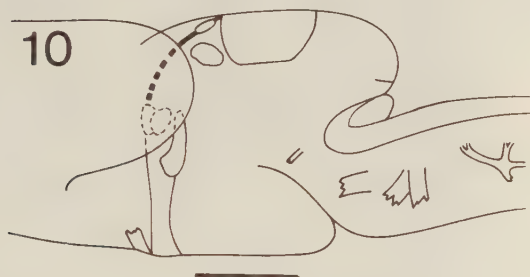
Abbildung 4.) Schematische Zeichnung eines Salamandergehirnes. In der einen Tectumhälfte ist die Einteilung in vier Quadranten dargestellt, nach denen bei Injektionen in das Tectum opticum unterteilt wurde.



9



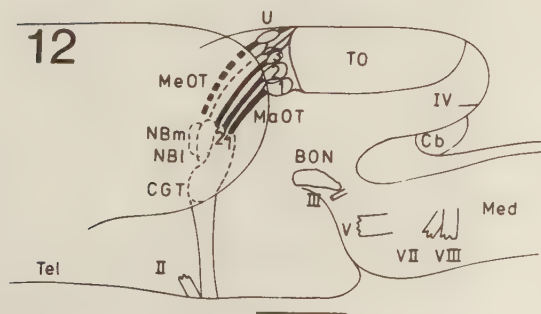
10

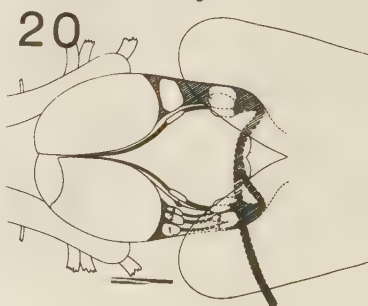
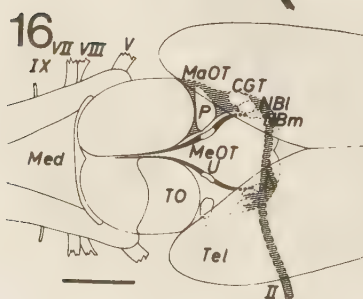
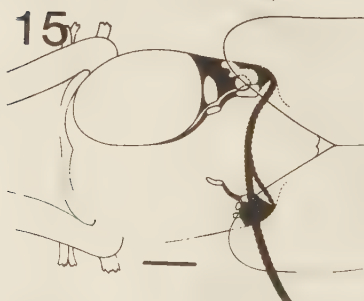
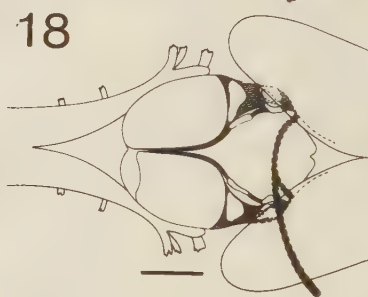
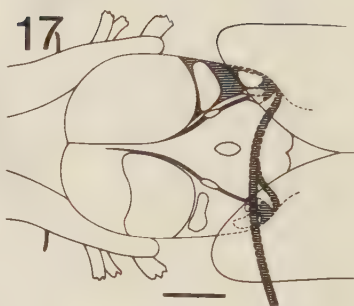


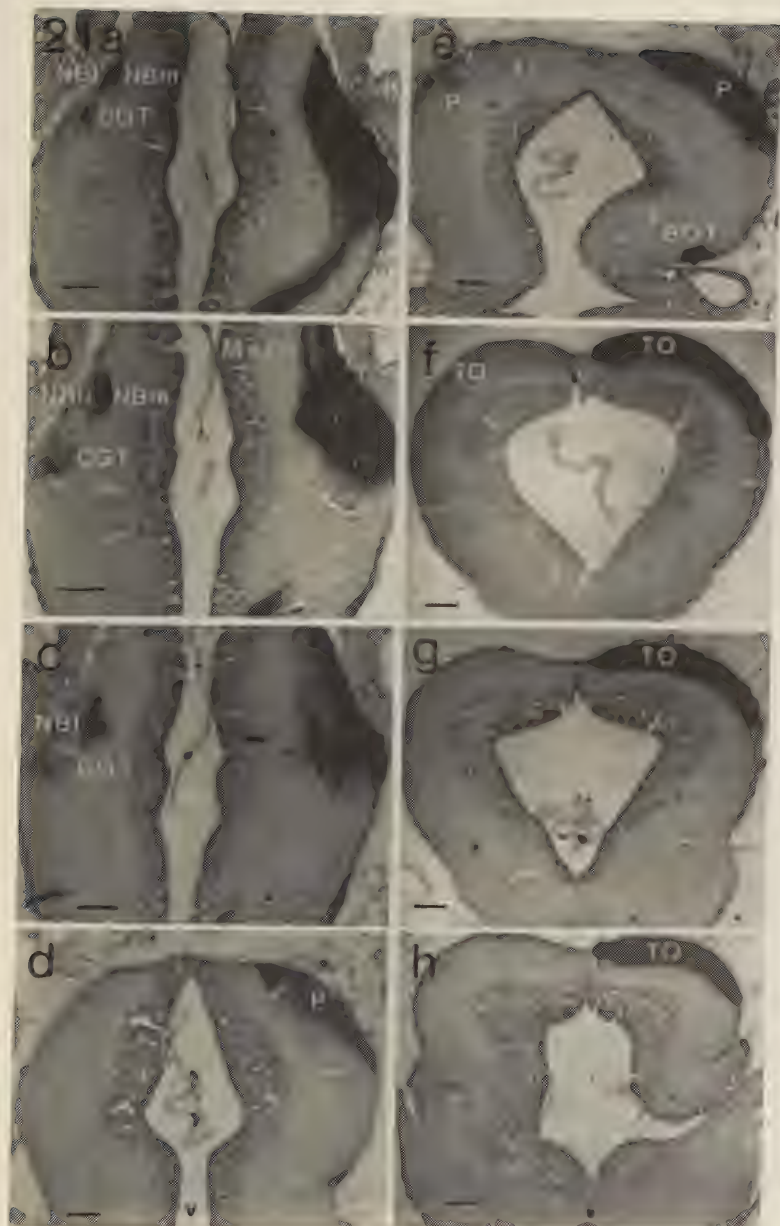
11

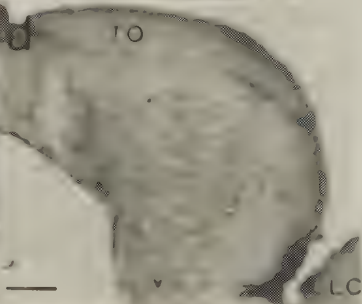
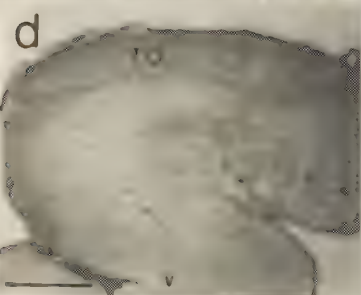
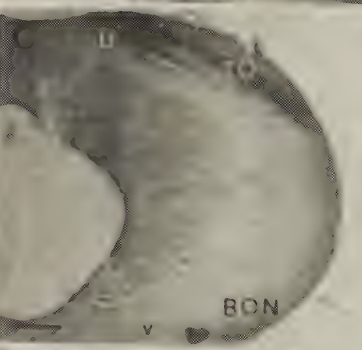
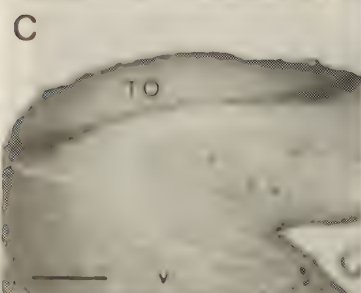
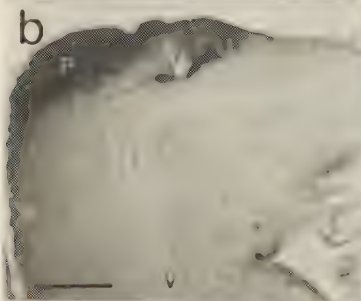
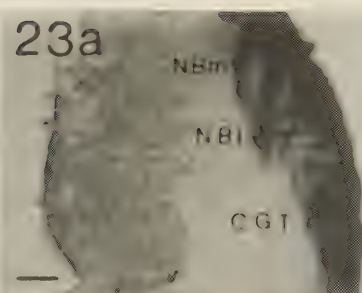
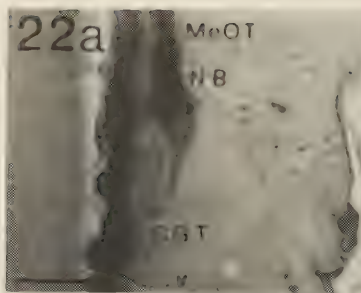


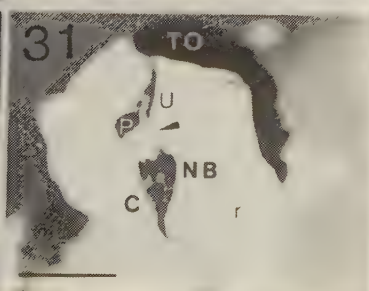
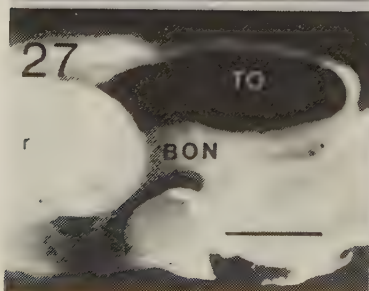
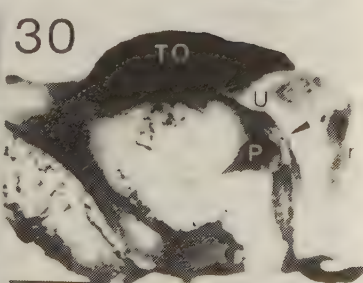
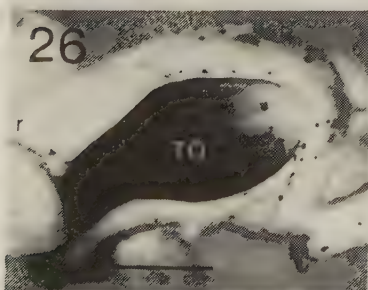
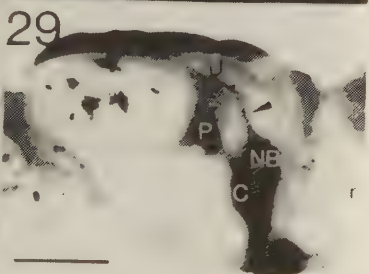
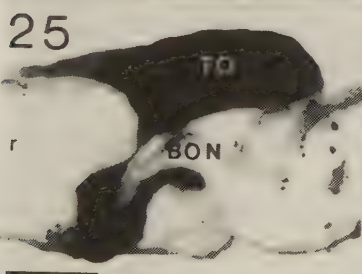
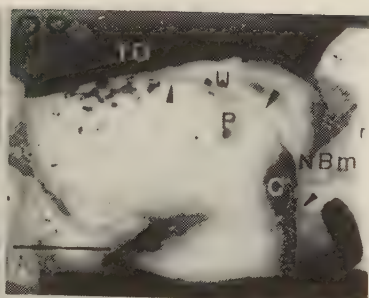
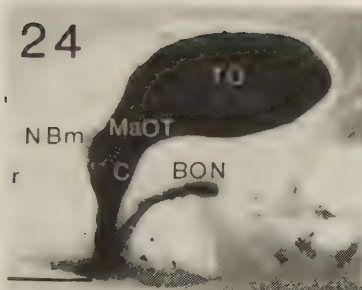
12

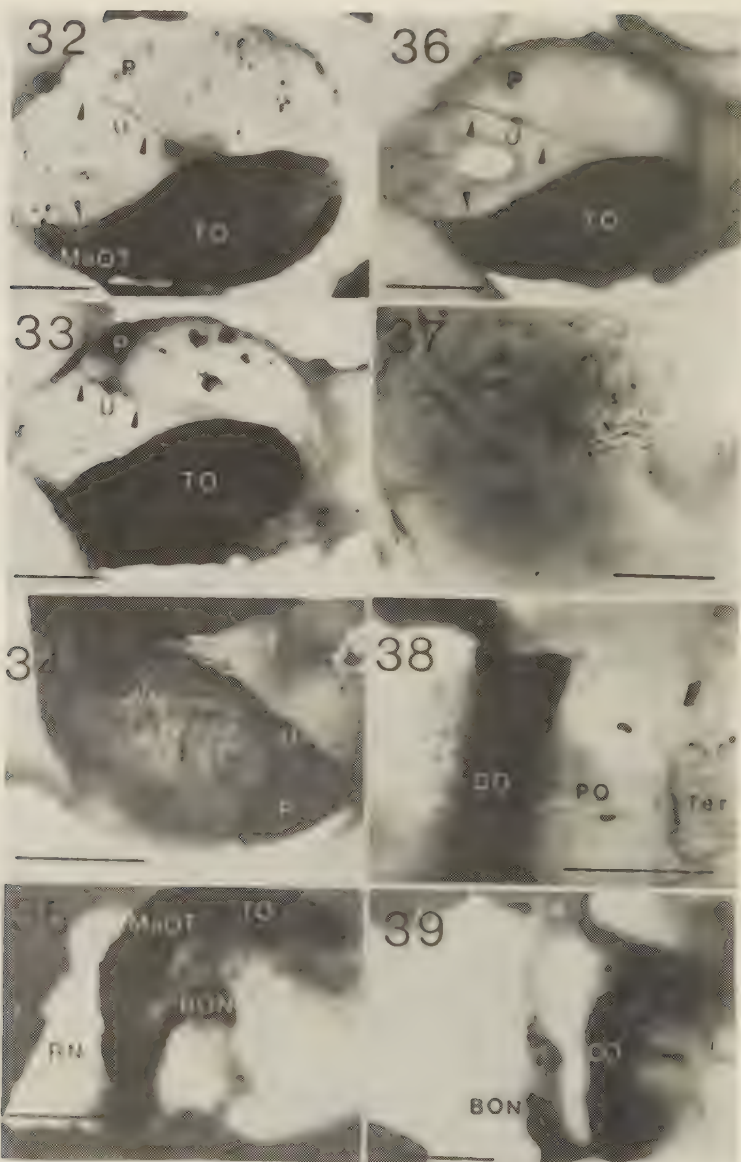


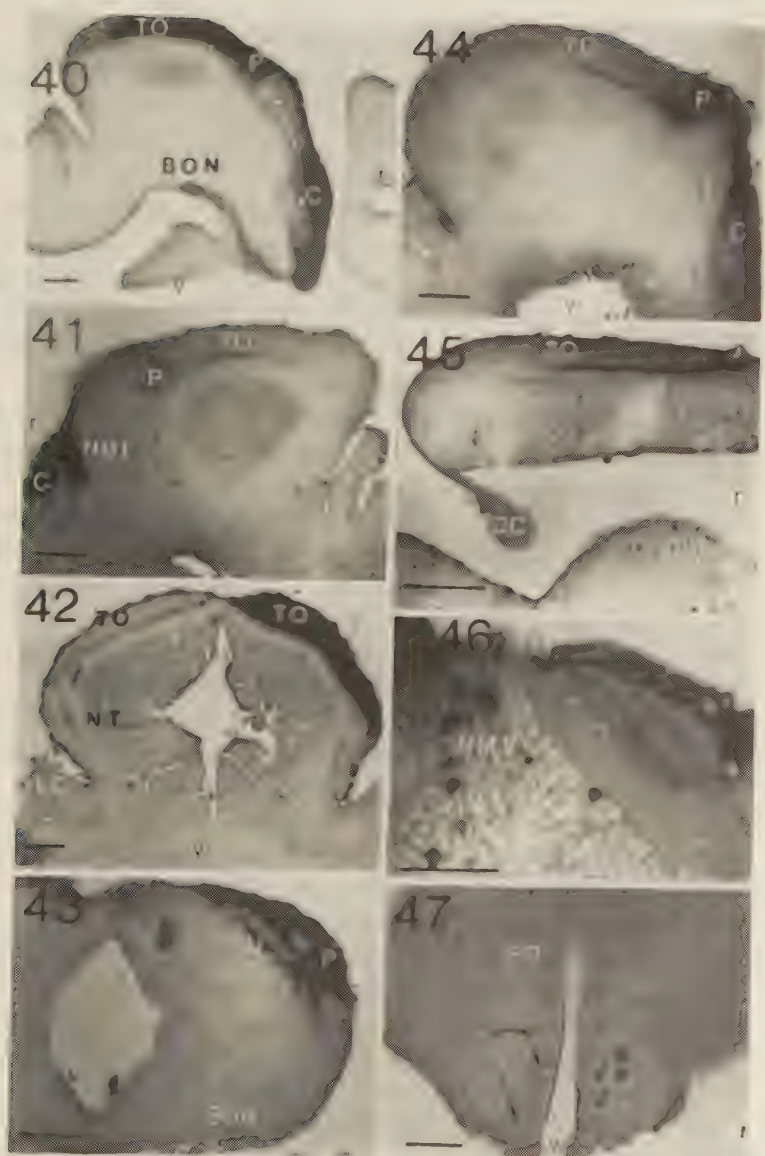












Bei den Abbildungen 5 -47 handelt es sich um Anfärbungen der retinofugalen Projektionen bei Plethodontidae.

Abb. 5-8.) Schematische Kontralateralansichten aus Serienrekonstruktionen. Maßstab = 500µm

5. *D. ochrophaeus* 6. *P. cinerius* 7. *Eu. bislineata* 8. *B. subpalmata*

Abb. 9-12.) Schematische Ipsilateralansichten aus Serienrekonstruktionen. Maßstab = 500µm

9. *D. ochrophaeus* 10. *P. cinerius* 11. *Eu. bislineata* 12. *B. subpalmata*

Abb. 13-20.) Schematische Dorsalansichten aus Serienrekonstruktionen. Maßstab = 500µm

13. *D. ochrophaeus* 14. *Eu. bislineata* 15. *E. eschscholtzii* 16. *P. cinerius* 17. *H. italicus* 18. *Ba. attenuatus* 19. *T. narisovalis* 20. *B. subpalmata*. Man beachte die starke Faszikulierung des marginalen optischen Traktes sowie zwei *Corpi Geniculata Thalamica* und vier posteriore thalamische Neuropile auf der ipsilateralen Seite.

Abb. 21a-h.) Querschnitte von *D. ochrophaeus*. Links ist immer die ipsilaterale Seite. Maßstab = 100µm

a-c. zeigen Querschnitte durch den rostralen Thalamus. d,e. sind Schnitte durch den praetectalen Bereich. f-h. Schnitte im tectalen Bereich. Der Pfeil zeigt die Anfärbungen des medialen optischen Traktes.

Abb. 22a-d.) Querschnitte von *T. narisovalis*. Es wird die ipsilaterale Seite gezeigt. Maßstab = 100µm

a. rostraler Thalamus b. praetectaler Bereich c,d. TO

Abb. 23a-d.) Querschnitte von *B. subpalmata*. Es wird die ipsilaterale Seite gezeigt. Maßstab = 100µm

a. rostraler Thalamus. b. praetectaler Bereich. Man beachte die starke Untergliederung des posterioren thalamischen Gebietes. c. Beginn des TO. Man beachte die Projektion des Uncinate Field, die als unterste Schicht in das TO einzieht, sowie die Anfärbungen des basalen optischen Traktes. d. caudales TO.

Abb. 24-27.) Whole mount Aufnahmen der kontralateralen Seite. Maßstab = 400µm

24. *H. genei*. 25. *Eu. bislineta* 26. *A. lugubris*. 27. *B. subpalmata*.

Abb. 28-30.) Whole mount Aufnahmen der ipsilateralen Seite. Man beachte die starken Faszikulierungen des marginalen optischen Traktes. Pfeile zeigen den medialen optischen Trakt. Maßstab = 400µm

28. *D. ochrophaeus*. 29. *Eu. bislineata*. 30. *P. cinerius*

Abb. 30.) Whole mount Aufnahme einer Rostralansicht von *B. subpalmata*. Deutlich zu erkennen sind die starken Faszikulierungen des marginalen optischen Traktes sowie vier Projektionsgebiete im rostralen Thalamus und vier posteriore thalamische Neuropile. Maßstab = 400µm

Abb. 32-34,36.) Whole mount Aufnahmen von Dorsalansichten. Die Pfeile zeigen den medialen optischen Trakt. Maßstab = 400µm

32. *H. italicus*. 33. *Eu. bislineata*. 34. *C. larvae*. Man beachte die tief und weit in das TO einziehenden ipsilateralen Fasern. 36. *D. ochrophaeus*.

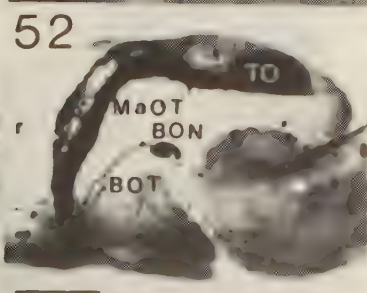
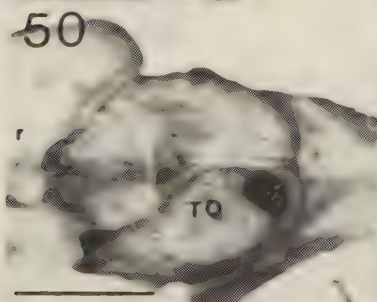
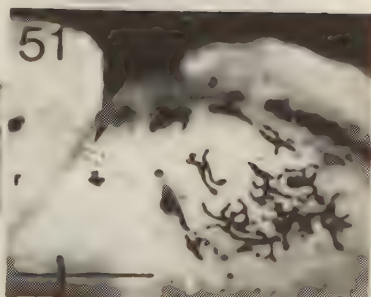
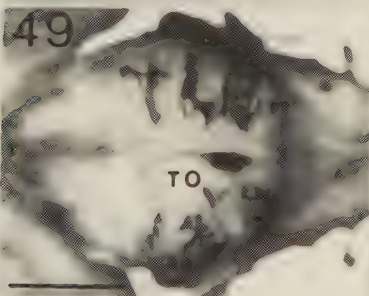
Abb. 37.) Whole mount Aufnahme eines Details des ipsilateralen TO von dorsal bei *Ba. attenuatus*. Es werden die mosaikartig verzweigenden telodendritischen Verzweigungen gezeigt. Maßstab = 100µm

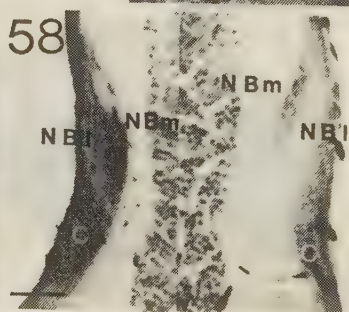
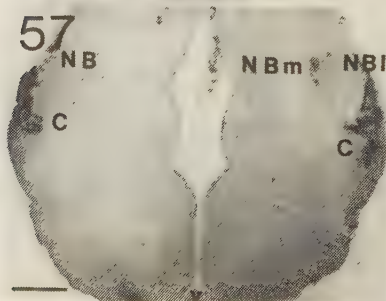
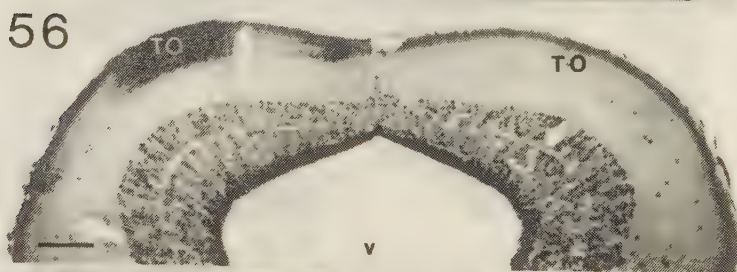
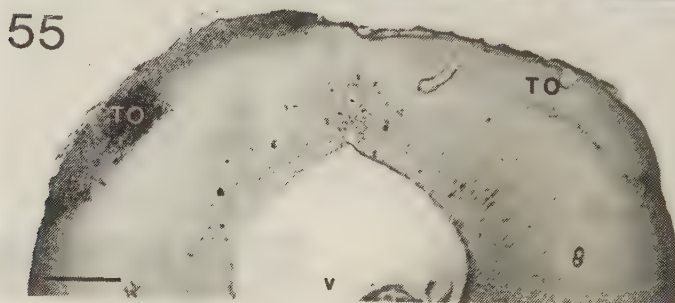
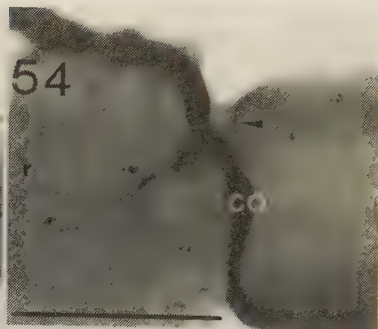
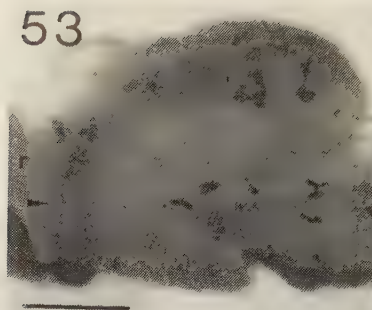
Abb. 38.) Ventrolaterale Ansicht der kontralateralen Seite bei *B. subpalmata*. Man achte auf die aus allen Teilen des marginalen optischen Traktes zum basalen optischen Neuropil ziehenden Fasern sowie das schwach angefärbte rostrale Neuropil. Maßstab = 400µm

Abb. 38.) Ventralansicht eines whole mount von *B. subpalmata* mit deutlichen Fasern, die vom Chiasma opticum in den Hypothalamus und den Praeopticus projizieren. Ebenfalls deutlich sind die Anfärbungen des Nervus terminalis. Maßstab = 400µm

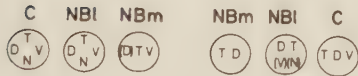
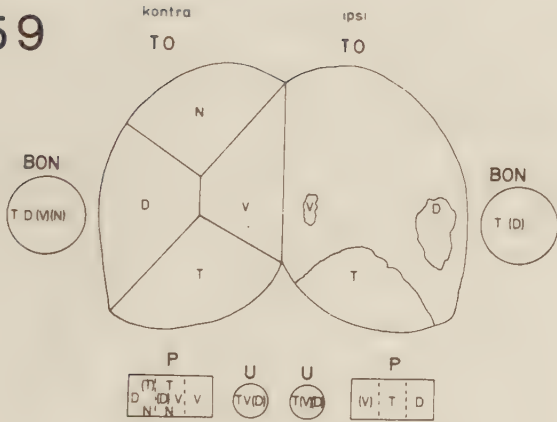
- Abb. 39.) Ventralansicht eines whole mount von *C. lavae*. Man beachte das ventral unter dem Pedunkel gelegene basale optische Neuropil. Maßstab = 400µm
- Abb. 40.) Sagitalschnitt durch ein Gehirn von *D. ochrophaeus* auf der kontralateralen Seite. Maßstab = 100µm
- Abb. 41,44,45.) Sagitalschnitte durch die ipsilaterale Seite. Maßstab = 100µm
41. *Eu. bislineata*. 44. *P. cinerius*. 45. *Ba. attenuatus*
- Abb. 42.) Querschnitt durch das TO von *Ps. cephalica*. Deutlich zu erkennen die ipsilaterale Projektion (links), die in gleicher Tiefe wie auf der kontralateralen Seite liegt. Maßstab = 100µm
- Abb. 43.) Querschnitt durch die ipsilaterale Seite des rostralen TO von *C. lavae*. Man achte auf das deutlich angefärbte, ventral liegende basale optische Neuropil. Maßstab = 100µm
- Abb. 46.) Querschnitt durch die ipsilaterale Seite des caudalen TO von *C. lavae* mit Fasern, die bis zum caudalen Rand des TO ziehen. Maßstab = 50µm
- Abb. 47.) Angefärbte Neurone im Nucleus praeopticus. Maßstab = 50µm

48

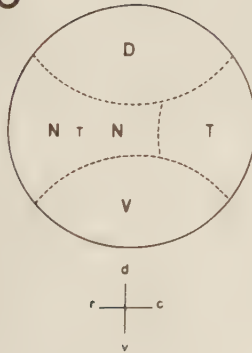




59



60



Die Abbildungen zeigen Anfärbungen von Gehirnen nach retinotopen Anfärbungen aus der Retina.

Abb. 48.) Whole mount einer Kontralateralansicht bei einer temporalen Injektion von *Eu. bislineata*. Maßstab = 500µm

Abb. 49.) Whole mount einer Dorsalansicht bei einer ventralen Injektion von *Ba. attenuatus*. Maßstab = 500µm

Abb. 50.) Whole mount einer Dorsalansicht bei einer nasalen Injektion von *Ba. attenuatus*. Maßstab = 500µm

Abb. 51.) Whole mount einer Dorsalansicht der kontralateralen Seite bei einer temporalen Injektion von *B. subpalmata*. Der Pfeil zeigt die wenigen angefärbten Fasern bei dieser kleinen Injektion. Maßstab = 500µm

Abb. 52.) Whole mount einer Kontralateralansicht bei einer dorsalen Injektion von *H. italicus*. Maßstab = 500µm

Abb. 53,54.) Whole mounts bei einer temporalen Injektion von *Eu. bislineata*. Der Pfeil zeigt den medialen optischen Trakt. Maßstab = 500µm

53. Ipsilateralansicht. 54. Ventralansicht.

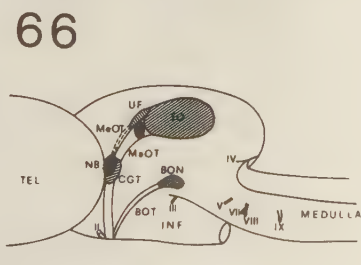
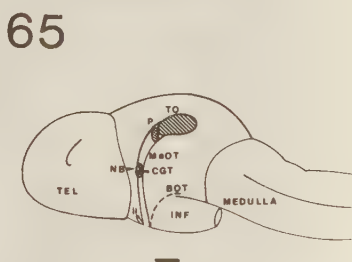
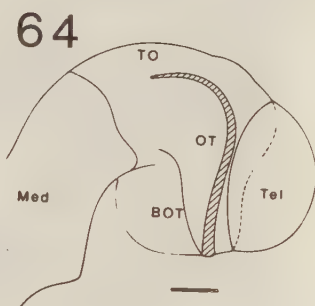
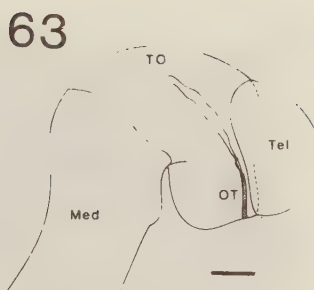
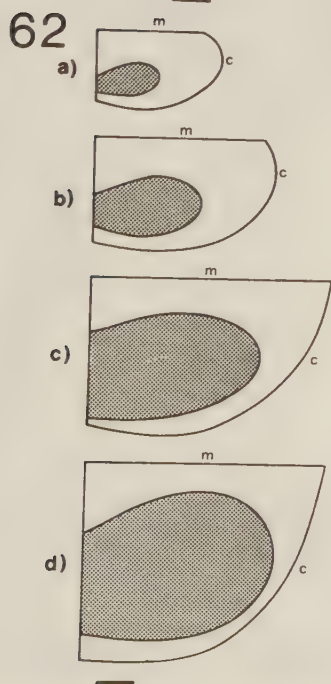
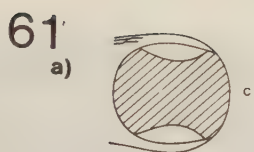
Abb. 55,56.) Querschnitte durch das TO bei temporalen Injektionen. Deutlich angefärbt sind die in der untersten Schicht der retinofugalen Projektion verlaufenden ipsilateralen Fasern (rechts) bei spiegelbildlicher Lage. Maßstab = 100µm

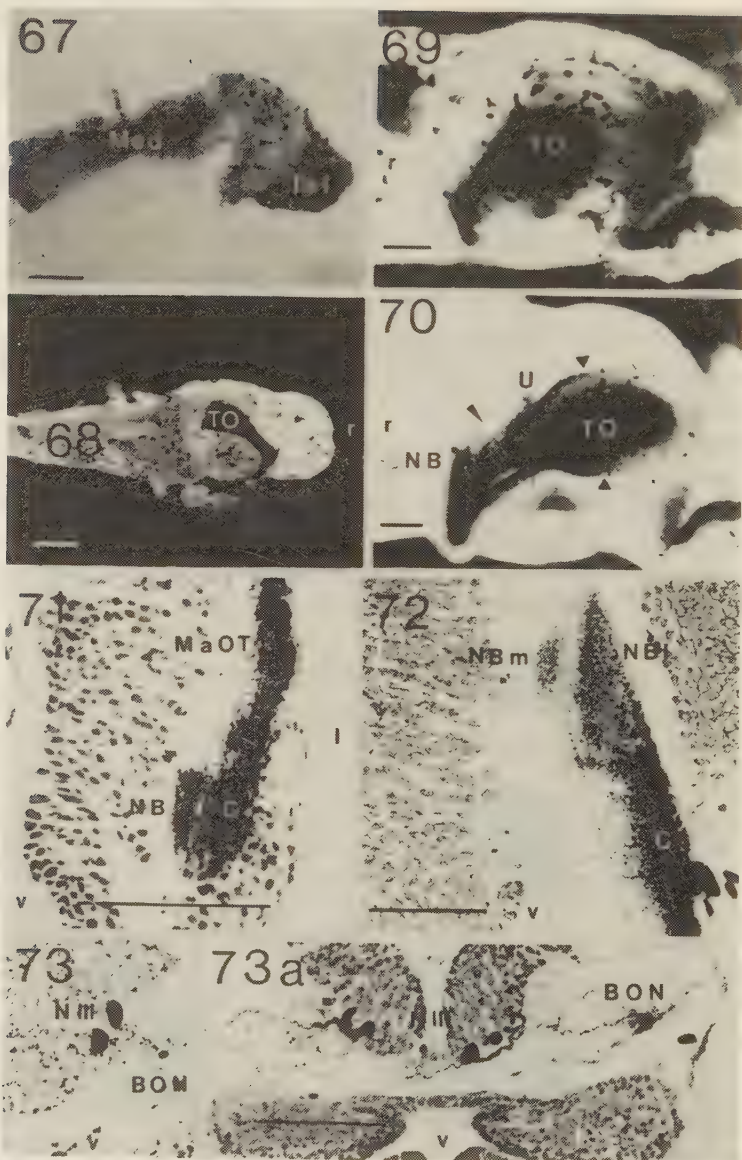
55. *Eu. bislineata*. 56. *D. ochrophaeus*.

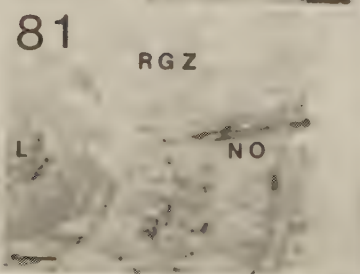
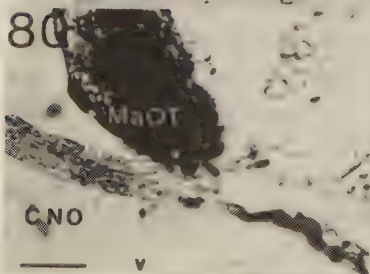
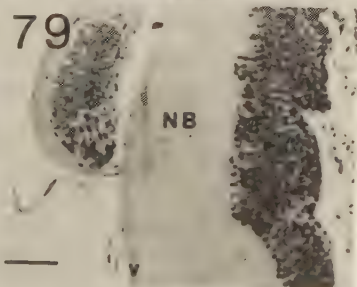
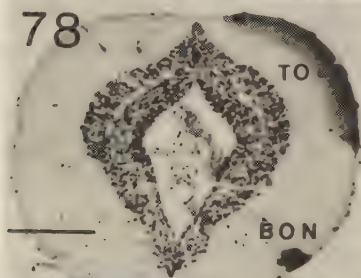
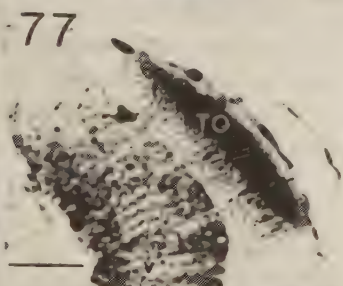
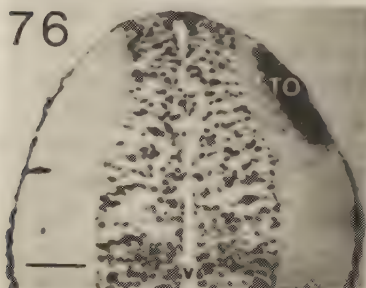
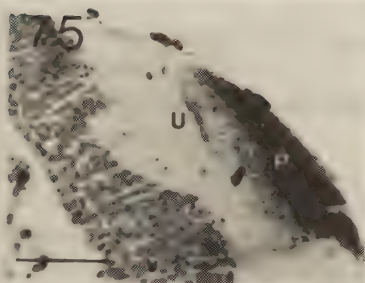
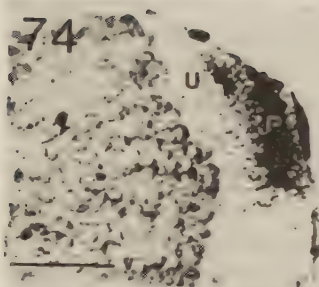
Abb. 57.) Querschnitt durch den rostralen Thalamus bei einer temporalen Injektion bei *Eu. bislineata*. Maßstab = 100µm

Abb. 58.) Querschnitt durch den rostralen Thalamus bei einer dorsalen Injektion bei *Ba. attenuatus*. Der Ventrikelbereich ist verkürzt dargestellt. Maßstab = 100µm

Abb. 59,60.) Schaubilder über den Eintritt und den Verlauf der Fasern aus den verschiedenen Retinaquadranten. Eingeklammerte oder im Vergleich kleinere Symbole bedeuten schwächere Projektionen.







Bei den Abbildungen 61-81 werden Anfärbungen in Gehirnen von *Triturus alpestris* während der Normalentwicklung der retinofugalen Projektionen gezeigt.

Abb. 61a-c.) Embryonalentwicklung der Projektion im T0 in schematischer Dorsalansicht. Schräg schraffierte Felder zeigen Gebiete, bei denen das periventrikuläre Grau bis zur Pia reicht. Die Einbuchtungen in den schräg schraffierten Gebieten sind Regionen, bei denen eine dünne Neuropilschicht existiert. Nur ganz lateral wo die optischen Fasern (gekreuzt schraffiert) hinziehen, ist eine dickere Neuropilschicht vorhanden. Maßstab = 100µm

a. Stadium 32. b. Stadium 34. c. Stadium 37.

Abb. 62a-d.) Larvalentwicklung der Projektion im T0. Dorsale Ansicht von Tectumhälften. Maßstab = 100µm

a. Stadium 40. b. Stadium 47. c. Stadium 53. d. kurz nach der Metamorphose.

Abb. 67-70.) Kontralateralansichten. Maßstab = 100µm

67. Stadium 37. 68. Stadium 42. 69. Stadium 51. 70. kurz nach der Metamorphose. Pfeil zeigt den medialen optischen Trakt, Dreiecke die beiden das T0 einrahmenden Trakte.

Abb. 71,72.) Querschnitte durch den rostralen Thalamus. Maßstab = 100µm

71. Stadium 39. Mit zwei Projektionsgebieten. 72 Stadium 52. Mit drei Projektionsgebieten.

Abb. 73,73a.) Querschnitte durch den Bereich des basalen optischen Neuropils. Man beachte den sich vergrößern- den Abstand zwischen dem basalen optischen Neuropil und den Neuronen des Nervus oculomotorius. Maßstab = 50µm

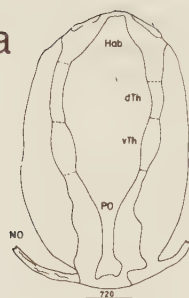
73. Stadium 44. 74. Stadium 51.

Abb. 74,75.) Querschnitte durch den praetectalen Bereich. Maßstab = 50µm

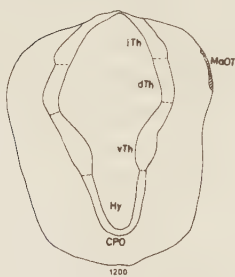
74. Stadium 46. 75. Stadium 51.

- Abb. 76,77) Querschnitte durch das T0. Maßstab = 50µm
76. Stadium 42. 77. Stadium 51. Abb. 78.) Querschnitt durch den tectalen Bereich kurz nach der Metamorphose. Man beachte die geschichtete Tectum opticum Projektion und das gegen Abb. 73 deutlich vergrößerte basale optische Neuropil. Maßstab = 100µm
- Abb. 79.) Querschnitt durch die ipsilaterale Seite des rostralen Thalamus mit schwach angefärbten Neuropil Bellonci kurz nach der Metamorphose. Maßstab = 50µm
- Abb. 80.) Querschnitt durch den kontralateralen Bereich des Chiasma opticum. Man beachte die im kontralateralen optischen Nerven austretenden Fasern. Maßstab = 20µm
- Abb. 81.) Radialschnitt durch ein kontralaterales Auge mit angefärbten Fasern am Austritt des optischen Nerven. Maßstab = 20µm

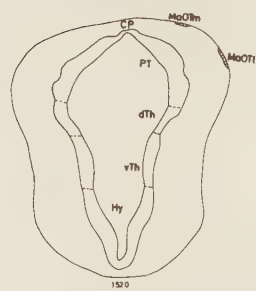
82a



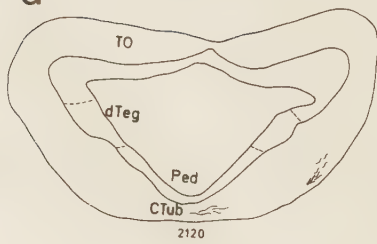
b



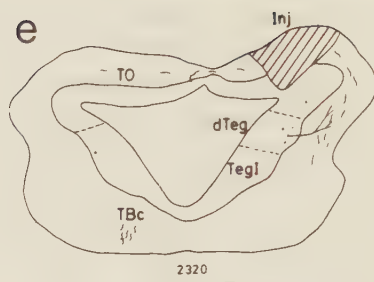
c



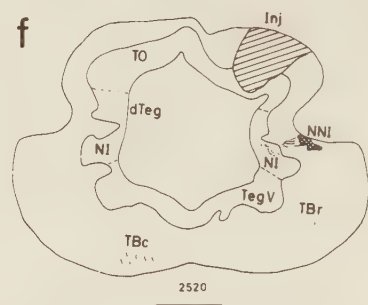
d



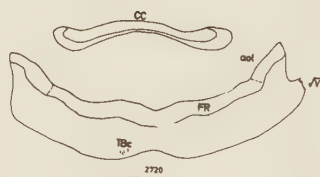
e



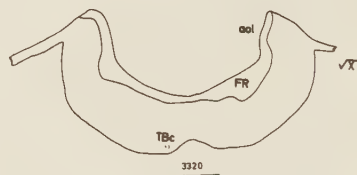
f



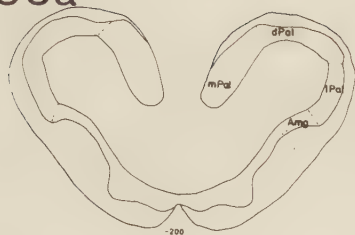
g



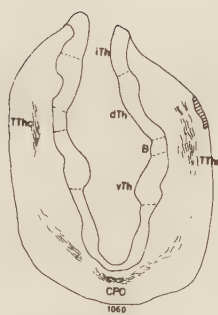
h



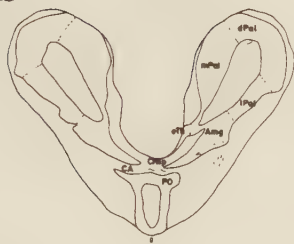
83a



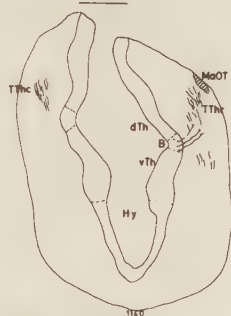
e



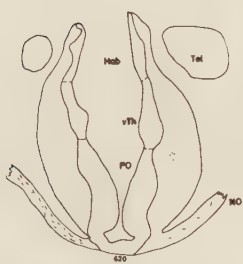
b



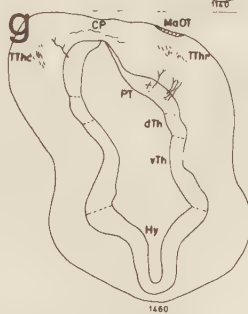
f



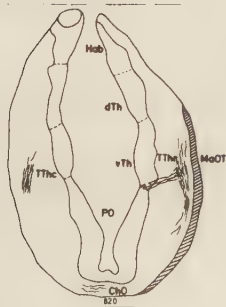
c



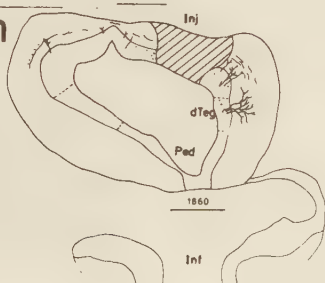
g



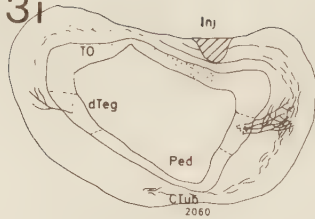
d



h



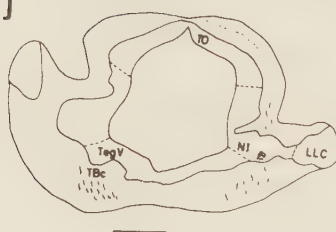
83i



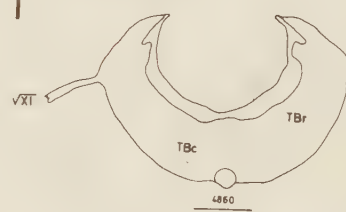
k



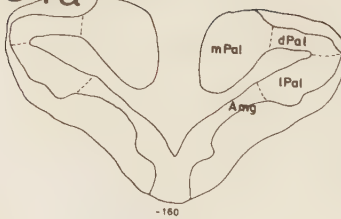
j



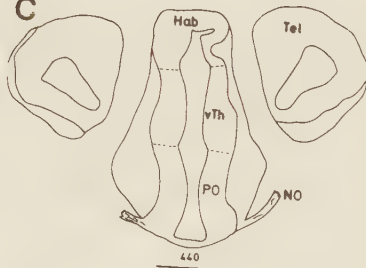
i



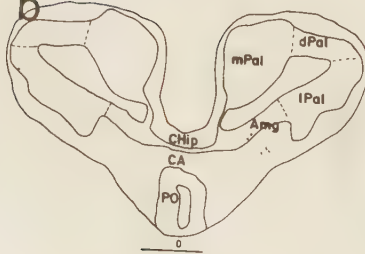
84a



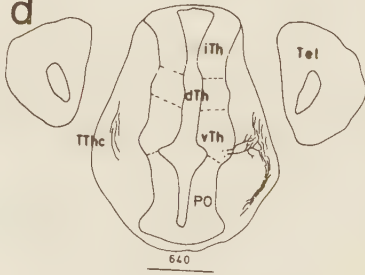
c



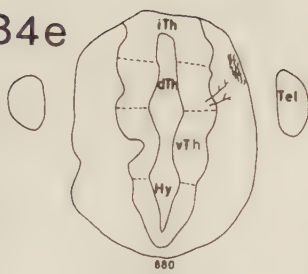
b



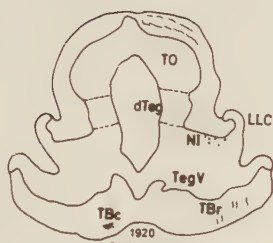
d



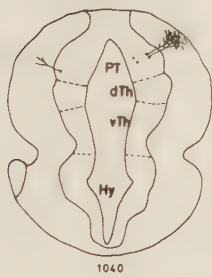
84e



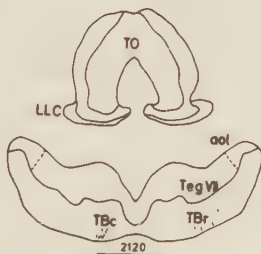
i



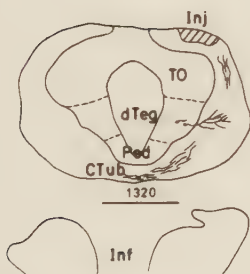
f



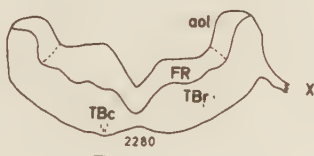
j



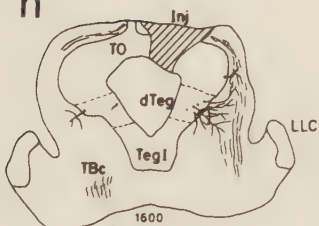
g



k



h



l



m



85

S. salamandra

rostral



caudal



lateral



medial



B. subpalmata

rostral



caudal



86

S. salamandra

rostral



caudal



lateral



medial



B. subpalmata

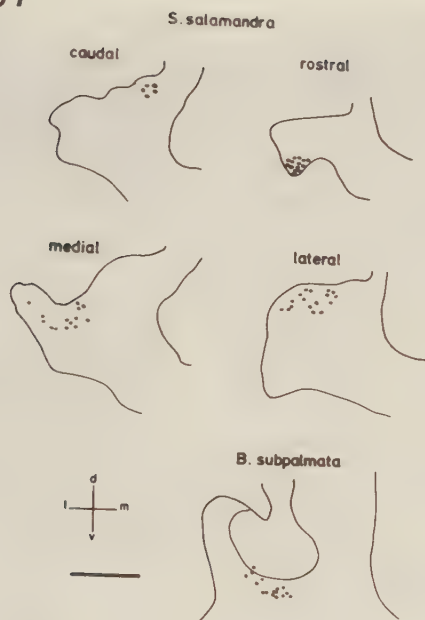
rostral

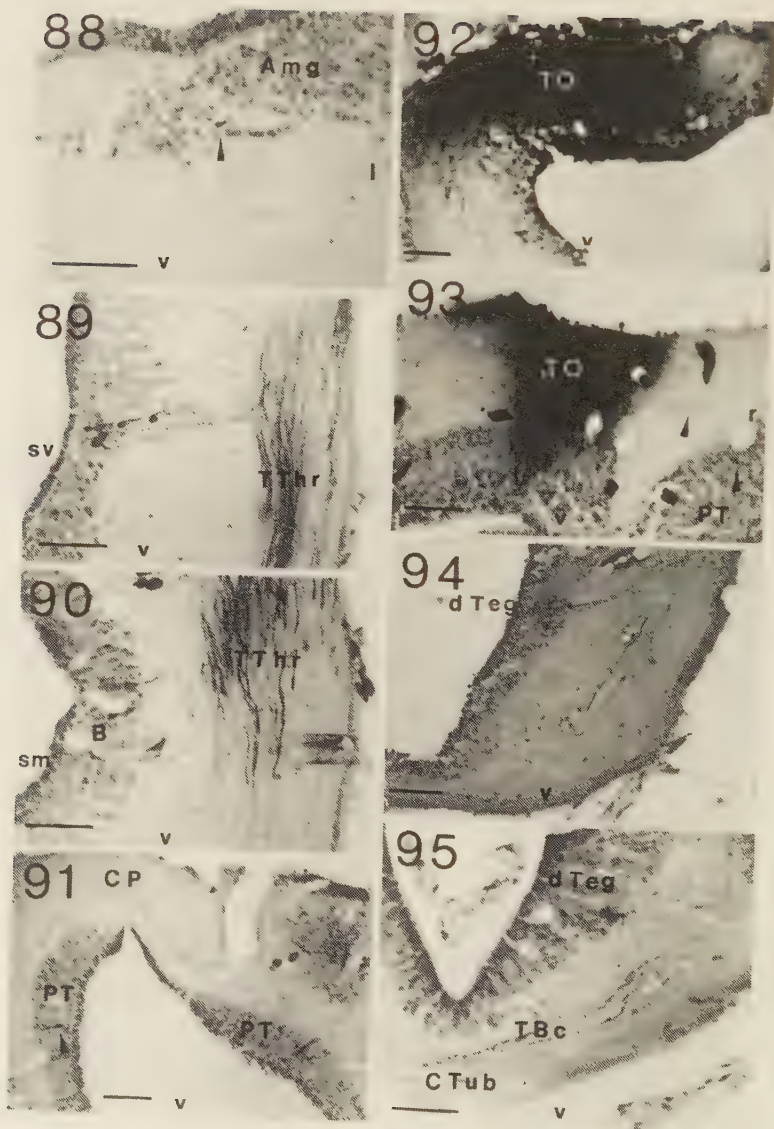


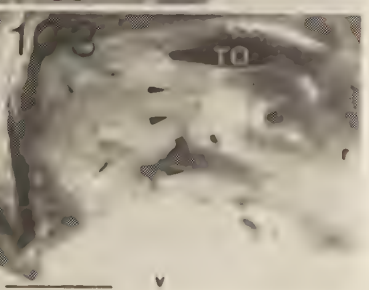
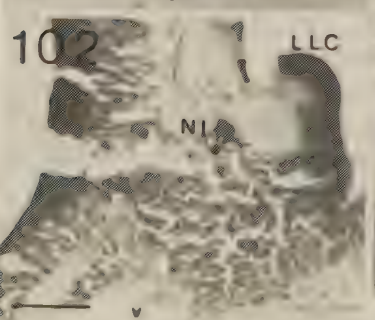
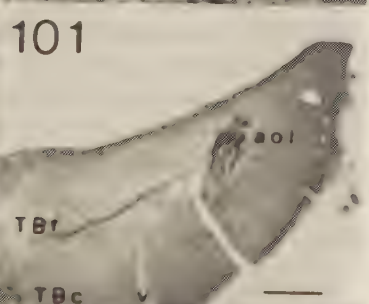
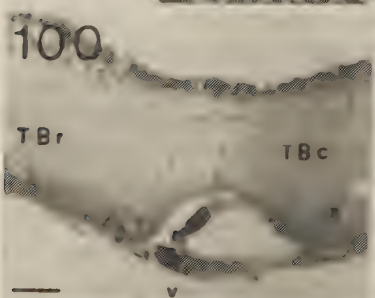
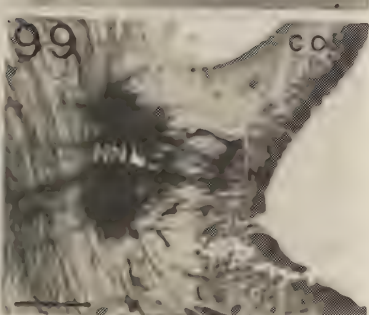
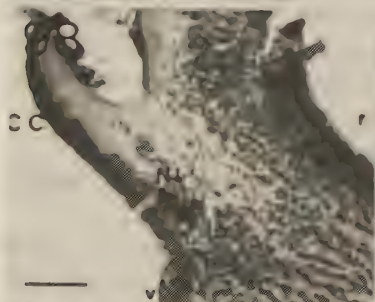
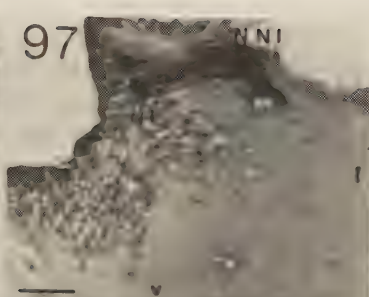
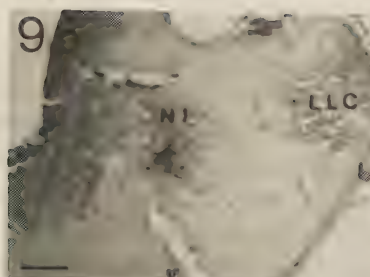
caudal



87







Die Abbildungen 82-103 zeigen Anfärbungen von Gehirnen bei Tectum Injektionen.

Abb. 82-84.) Schematische Zeichnungen von Querschnitten. Die Zahlen unter den Bildern geben den Abstand von der Commissura anterior an. Negative Zahlen bedeuten -rostral der Commissur, positive -caudal der Commissur. Maßstab = 400µm

82a-h. *S. salamandra* mit einer Injektion in den caudalen TO -Quadranten. 83a-l. *S. salamandra* mit einer Injektion in den rostralen TO -Quadranten. 84a-m. *B. subpalmata* mit einer rostral gelegenen Injektion.

Abb. 85,86.) Schematische Darstellung des Nucleus isthmi aus Serienrekonstruktionen. Maßstab = 100µm

85. Lateralansichten. 86. Dorsalansichten

Abb. 87.) Schematische Zeichnungen des Nucleus isthmi aus Querschnitten. Maßstab = 100µm

Abb. 88.) Querschnitt durch die Amygdala bei *S. salamandra* mit einem angefärbten Neuron (Pfeil). Detail von Zeichnung 83b. Maßstab = 100µm

Abb. 89.) Querschnitt durch den ventralen Thalamus bei *S. salamandra*. Detail von Zeichnung 83d. Maßstab = 100µm

Abb. 90.) Querschnitt durch den dorsalen Thalamus bei *S. salamandra*. Detail von Zeichnung 83f. Maßstab = 100µm

Abb. 91.) Querschnitt durch den praetectalen Bereich bei *S. salamandra*. Detail von Zeichnung 83g. Maßstab = 100µm

Abb. 92.) Querschnitt durch einen Injektionsort bei *S. salamandra*. Die Injektion ist sehr groß, liegt zentral im TO, aber nicht mehr auf einen TO -Quadranten begrenzt. Maßstab = 100µm

Abb. 93.) Sagitalschnitt durch den rostralen Bereich des TO und Praetectum bei *S. salamandra*. Die Injektion ist groß, aber auf den rostralen TO -Quadranten begrenzt und liegt am Übergang zum Praetectum. Die Pfeile zeigen eine Faser und Perikarion eines Neurons im Praetectum. Maßstab = 100µm

- Abb. 94.) Querschnitt etwas rostral der Commissura tuberculi mit Anfärbungen im dorsalen Tegmentum bei *S. salamandra*. Maßstab = 100µm
- Abb. 95.) Querschnitt durch die Commissura tuberculi bei *B. subpalmata*. Man beachte die viel weitreichenderen dendritischen Verzweigungen im dorsalen Tegmentum als in Abb. 94. Maßstab = 100µm
- Abb. 96,97.) Querschnitte durch den Nucleus isthmi bei *S. salamandra* mit rostraler Injektion Abb. 96 und caudaler Injektion Abb. 97. Maßstab = 100µm
- Abb. 98,99.) Sagitalschnitte durch den Nucleus isthmi bei *S. salamandra* mit caudaler Injektion Abb. 98. und nicht auf das T0 begrenzter Injektion Abb. 99. Man beachte die geschichtete Projektion des Neuropil des Nucleus isthmi. Maßstab = 100µm
- Abb. 100,101.) Querschnitte durch die Medulla oblongata bei *S. salamandra* auf Höhe des Nervus X Abb. 100. Ipsilateral ist dabei rechts. Abb. 101 liegt auf Höhe des Nervus VIII und zeigt die kontralaterale Seite. Maßstab = 100µm
- Abb. 102.) Querschnitt durch den Nucleus isthmi bei *B. subpalmata*. Deutlich ist die gegenüber *S. salamandra* veränderte Lage des Nucleus zu erkennen. Maßstab = 100µm
- Abb. 103.) Whole mount von *S. salamandra* mit medialer Injektion in das T0. Die Pfeile zeigen eine marginal verlaufende Faser, die in der Commissura tuberculi kreuzt und in den Tractus tecto -bulbaris cruciatus zieht. Maßstab = 500µm

